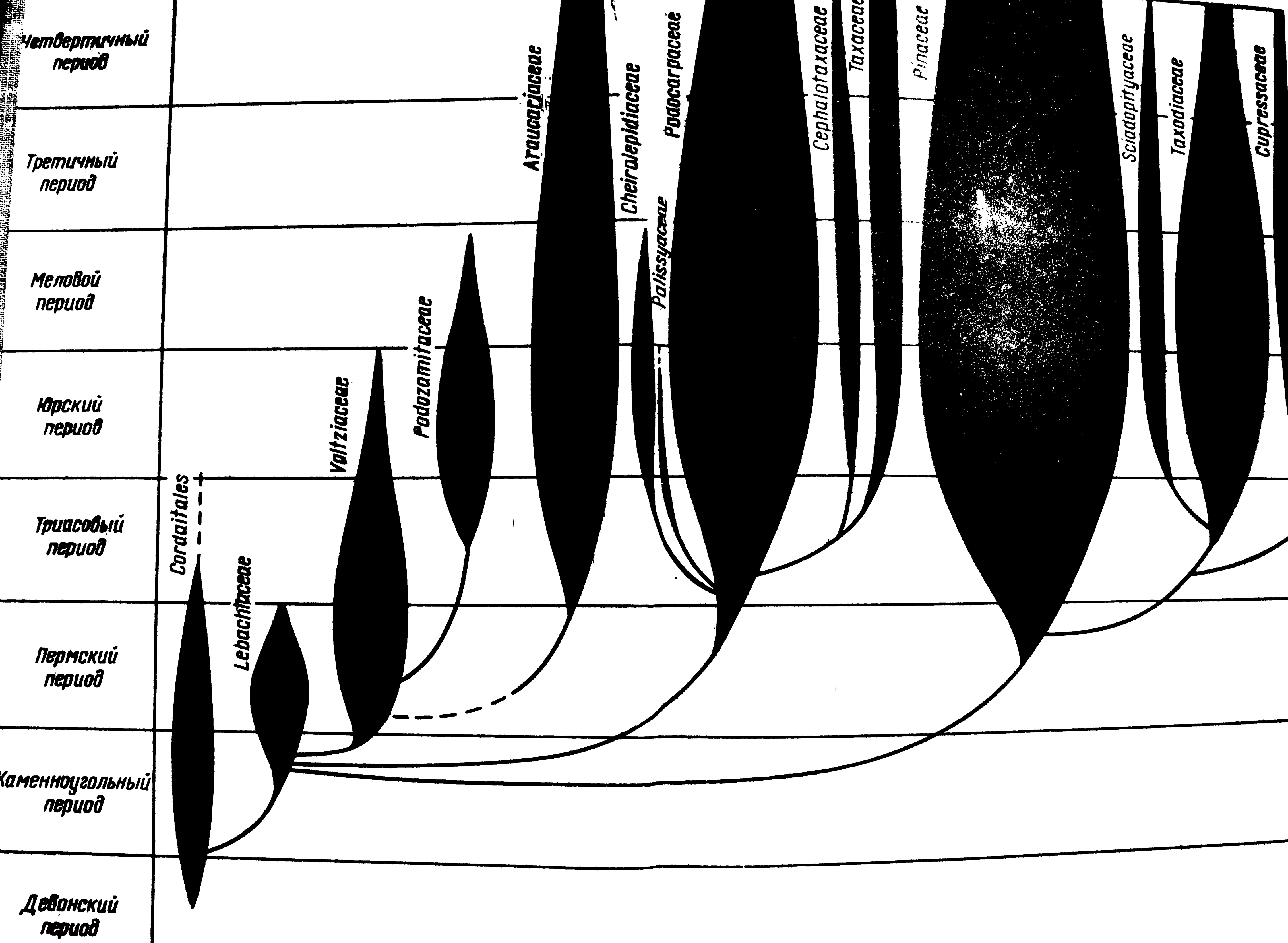
Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ



Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ



Четвертичный период
Третичный период
Меловой период
Юрский период
Триасовый период
Пермский период
Каменноугольный период
Девонский период
Cordaitales
Lebachiaceae
Voltziaceae
Podozamitaceae
Araucariaceae
Cheirolepidiaceae
Palissyaceae
Podocarpaceae
Cephalotaxaceae
Taxaceae
Pinaceae
Sciadopityaceae
Taxodiaceae
Cupressaceae

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1969

УДК 56.017.4

Л. Ш. Давиташвили. Причины вымирания организмов. 1969 г.

В монографии рассматриваются вопросы вымирания органических форм, причины, условия и закономерности этого великого процесса. Излагаются результаты многолетних исследований автора, посвященных этой чрезвычайно интересной и очень важной проблеме эволюционного учения.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, палеонтологов и геологов, а также читателей, изучающих философские вопросы естествознания.

Табл. 2. Илл. 28. Библ. 20 стр.

2-10-1
1969(I)

Эту работу автор посвящает
Нине Михайловне
Калевич-Давиташвили
(16.I 1897—14.XII 1967)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Причины вымирания органических форм и их групп — одна из проблем, вызывающих животрепещущий интерес у естествоиспытателей разных специальностей, особенно у биологов и геологов. Кроме того, она привлекает к себе внимание всех, кого волнуют вопросы развития природы. Она имеет первостепенное значение для теории эволюции и занимает видное место в дарвиновском учении.

Мы рассматривали эту проблему в целом ряде своих работ (1939, 1940, 1941, 1948, 1951, 1959).

О причинах вымирания видов писалось много. Очень многим вымирание представлялось и представляется загадкой: как могли исчезнуть с лица земли формы и группы форм, некогда бывшие самыми обычными обитателями нашей планеты? Тысячи исследователей встречались с этим явлением в своей повседневной работе, и неудивительно, что почти каждому из них хотелось найти его разгадку. Поэтому причины вымирания органических форм затрагиваются во множестве работ естествоиспытателей, которые обычно выдвигают те или иные толкования данного явления. Очень часто эти объяснения представляются мне односторонними или даже неверными. Поэтому мне показалось уместным посвятить проблеме вымирания видов специальное исследование с целью всестороннего ее освещения на основе достижений современной науки.

Я даю в этой книге немало схем филогенетических отношений и геохронологического распределения важнейших групп органического мира. Все эти схемы заимствованы из различных источников. Такие графические построения по необходимости носят более или менее гипотетический характер; и если бы я предлагал свои собственные схемы, то у читателя могло бы возникнуть законное подозрение, что они могли быть в той или иной мере внушены мне моими взглядами на причины вымирания организмов. Между тем, приводимые мной схемы, взятые у авторов,

которые придерживаются иных воззрений по этому вопросу или вовсе не затрагивают его, могут служить объективным материалом, дополнительно подтверждающим мои мысли.

При рассмотрении процессов вымирания я должен был ссылаться на геохронологическое распространение соответствующих групп. Поэтому я счел целесообразным дать в конце книги схему стратиграфических подразделений, утвержденную Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР для «Основ палеонтологии». Более дробные геохронологические единицы там, где они нужны, поясняются в соответствующих местах книги.

У меня не было возможности с одинаковой детальностью анализировать причины вымирания всех основных групп органического мира. Мой ученик и товарищ по работе профессор Л. К. Габуния взял на себя написание книги, посвященной вымиранию пресмыкающихся и млекопитающих. Эти группы, действительно, заслуживают особенного внимания, которое я не мог бы уделить им в должной мере в моей книге. Поэтому я ограничиваюсь лишь краткими замечаниями о вымирании в пределах этих двух таксонов и рекомендую книгу упомянутого автора «Вымирание древних рептилий и млекопитающих», где причины исчезновения разных групп рептилий и зверей рассматриваются с тех же принципиальных позиций, но довольно подробно.

При подготовке книги мне оказали существенное содействие многие товарищи. Ценные советы и указания мне дали Г. С. Дзоценидзе, В. И. Стрелковский, Л. П. Татаринов, Д. И. Чочиева, А. А. Шевырев, А. Л. Яншин, а также некоторые другие геологи и палеонтологи. Во многом помогли мне работники библиотеки Московского общества испытателей природы, особенно А.Г. Брусиловский. Горячо благодарю всех этих товарищей.

Буду искренне признателен всем читателям, которые сообщат мне свои критические замечания об этой книге.

ВВЕДЕНИЕ

Вымирание видов неразрывно связано с их развитием. Палеобиологические исследования показывают, что эволюционное развитие любой группы, как и любой формы, завершается ее исчезновением. Поэтому вымирание видов и групп видов нельзя рассматривать в отрыве от изучения эволюции органического мира. К тому же угасание одних форм, как правило, связано с возникновением и развитием других. Вот почему некоторые ученые считают нецелесообразным выделять проблему вымирания как предмет самостоятельного изучения. Как ни понятен такой подход, не можем признать его правильным. Последовательно связанные явления жизни и развития органического мира нельзя отграничить одно от другого резкими демаркационными линиями. В природе резких граней не существует. Но, изучая такой многосложный комплекс явлений и событий, как эволюция живой природы, мы не можем избегнуть выделения различных моментов и сторон этого процесса, хотя при этом всегда следует помнить о неразрывных взаимосвязях между ними.

Особенно решительное осуждение всякой попытки рассмотрения проблемы вымирания мы нашли в трудах крупного советского палеонтолога Е. А. Ивановой. В своей капитальной монографии, посвященной развитию фауны средне- и позднекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы, Иванова (1958, стр. 247) пишет: «В истории органического мира, как и во всяком процессе развития,основной проблемой является появление нового, а не проблема вымирания. Появление нового в недрах старого, борьба противоречий между ними и вымирание старого — две стороны одного процесса развития органического мира, причем основное — появление нового. Старое обречено на изменение или гибель, хотя местами оно может просуществовать более или менее длительный срок, но оно уже не может помешать развитию нового, если это новое жизнеспособно, так как соответствует новым условиям. Поэтому в изучении развития органического

мира основное внимание должно быть обращено на выявление причин и закономерностей появления нового. В палеонтологии же одной из больших проблем до сих пор стоит так называемая проблема вымирания». Несколько далее автор (там же, стр. 267) говорит: «Мною уже отмечалась неправильность постановки «проблемы вымирания». С точки зрения диалектического материализма такой проблемы в развитии органического мира не существует — есть проблема возникновения нового в недрах старого, борьба противоречий и вытеснение старого новым. Но тем не менее мне придется коснуться здесь **вопроса** о вымирании» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*). Таким образом, несмотря на то, что Иванова категорически отвергает самую возможность существования проблемы вымирания и ставит это выражение в кавычки, чтобы подчеркнуть его несостоятельность, она сама занимается вопросом о вымирании. Дело, следовательно, в том, что под словом «проблема» она понимает нечто крупное, капитальное, несравненно более важное, чем «вопрос».

Оставляя в стороне несомненную условность такого разграничения понятий, мы думаем, что процесс вымирания не всегда сопряжен с борьбой между новым, нарождающимся, и старым, отмирающим. В дальнейшем нам придется остановиться на таких случаях вымирания видов, когда нет оснований говорить об этой форме борьбы противоположностей. Непосредственные причины вымирания не всегда заключаются в победе нового над старым, да и самые понятия «нового» и «старого» имеют в органическом мире далеко не то же значение, как в человеческом обществе. Если даже предмет вымирания не достоин ранга «проблемы», то он во всяком случае представляет собой очень важный вопрос, заслуживающий видного места в учении об эволюции. Впрочем, как раз то объяснение вымирания, которое предлагается самой Ивановой, не имеет, по нашему мнению, никакого отношения к борьбе «нового» со «старым» в любом понимании этих слов. Выдвинутая ею гипотеза будет рассмотрена в этой книге особо.

Число видов, составляющих нынешний органический мир, представляет лишь ничтожную долю общего числа видов, появлявшихся на нашей планете от древнейших времен до нашей эпохи, несомненно, гораздо менее одного процента этого последнего числа. Итак, окончательно вымерло несравненно более 99% всех возникавших на земле видов. Вполне понятно, что не только естествоиспытатель, соприкасающийся с вымиранием в своих специальных исследованиях, но всякий мыслящий человек не может не задуматься над вопросом, почему же вымирали эти миллионы и миллионы видов, разновременно населявших моря, континентальные водоемы, сушу?

Ученые многих поколений ломали голову над этим вопросом. И если иногда факторы, вызывавшие вымирание той или иной

формы, казались доступными нашему пониманию (когда речь шла, например, об истреблении, производимом людьми, или о внезапном резком изменении солености бассейна за пределы диапазона, терпимого для данной группы организмов), то в очень многих случаях причины вымирания представлялись гораздо более сложными или даже загадочными (например, в случае вымирания обширных групп, до того хорошо представленных в морях или на суше всего земного шара). Здесь мы имеем в виду, прежде всего, весьма широкое распространение пессимистической оценки возможности выяснить причины вымирания животных и растений и установить закономерности этого процесса. Некоторые исследователи иногда приходят к очень неутешительным выводам в отношении перспектив изучения проблемы вымирания. Она представляется им какой-то неразрешимой или почти неразрешимой загадкой. Крайне загадочным кажется этим ученым вымирание, например, многих групп пресмыкающихся на границе между мезозоем и кайнозоем, четырехлучевых кораллов и некоторых других на границе между палеозоем и мезозоем. Так, известный германский палеонтолог и геолог К. Динер (1920, стр. 125) говорит, что «совершенно темной остается причина вымирания аммонитов и динозавров в конце мелового времени и гибель Gigantostraca и трилобитов с начала девона, спиралeносных плеченогих в триасе, причина внезапного появления и угасания больших, по всему миру распространенных, групп фораминифер (Fusulina)». Он пишет: «Попытка объяснить неоднократное внезапное исчезновение больших групп, не оставлявших потомства, встречает пока едва ли преодолимые затруднения» (там же, стр. 29). Динер отмечает тот поразительный факт, что один из наиболее значительных переломов в истории наземных позвоночных, совершившийся на грани мелового периода и палеогена, не сопровождался соответствующим ему изменением в характере мира растений. Этот, по его словам, важный и удивительный факт делает еще более непонятной смену крупных рептилий позднего мела малорослыми млекопитающими палеоцена.

В «Основах палеонтологии» К. Циттеля (1924, стр. 18) и русском переводе этой книги, коренным образом переработанной группой советских палеонтологов (Циттель, 1934, стр. 22), мы читаем, что «до сих пор нет никакого объяснения причины вымирания многих растений (сигиллярии, лепидодендроны, папоротники и др.) и животных (бластоидеи, тетракораллы, трилобиты, аммониты, рудисты, ихтиозавры, мозазавры), живших в прежние эпохи земли».

Даже И. Вальтер (1927, стр. 328) говорил, что факт вымирания не только видов, но также и родов, семейств, отрядов и классов ставит перед биологом чрезвычайно трудную проблему.

Говоря о всесветном вымирании гигантских рептилий моря и суши в конце мелового периода, Г. Ф. Осборн (1910, стр. 98)

утверждал, что мы не имеем никакого понятия о том, какой причиной можно объяснить это явление. Пресмыкающиеся чувствительны по отношению к температуре, и было бы естественно приписать их вымирание общему понижению температуры, но ископаемые флоры Европы и Америки, по его словам, не указывают на это. Нет также признаков какого-либо большого географического катаклизма, и растительность мела в области Скалистых гор совершенно постепенно переходит в раннетретичную.

Р. Л. Муди (1923, стр. 341) утверждает, что в настоящее время нет никакой возможности объяснить вымирание гигантских амфибий-лабиринтодонтов после того, как они достигли космополитического распространения. Диастрофическими (геотектоническими) процессами можно объяснить, по его словам, их исчезновение в одной области, но никак не во всех.

Р. С. Лолл (1929, стр. 491) писал о динозаврах отряда Ornithischia: «Драматическое вымирание этого могущественного племени — одно из самых необъяснимых событий».

Немецкий палеонтолог Э. Генниг (1932, стр. 92) писал о границе между мелом и третичным периодом: «Как одним ударом изменилась картина мира! Характерные представители мира мелких существ и доминирующие крупные позвоночные как в море, так и на суше совершенно неразгаданным образом уходят с жизненной арены». А через два с лишним десятка лет этот ученый счел нужным отметить (Генниг, 1953), что до сих пор нет удовлетворительного объяснения вымиранию животных в конце мелового периода.

В известном учебнике палеонтологии беспозвоночных Р. Мура, С. Лейликера и А. Фишера (1952) говорится, что причина вымирания любой отдельной группы животных в значительной мере гадательна. Внезапность и величие некоторых событий вымирания, засвидетельствованных палеонтологией, принадлежат, по выражению этих авторов, к числу самых обескураживающих проблем в палеонтологии и исторической геологии.

Американский зоолог-эволюционист Э. Майр (1960, стр. 141) говорит: «Для меня великой загадкой является частота событий вымирания». Если такой выдающийся специалист в области эволюционного развития органического мира находит, что тут перед нами «великая загадка», то вопрос, очевидно, стóит того, чтобы мы постарались разгадать эту тайну, несмотря на всю сложность такой задачи.

Вот что писал о вымирании Дж. Р. Бирбауер (1960, стр. 182) в своей книге «Поиск прошлого»: «Отдельные случаи вымирания не представляются особенно волнующими (для всех, кроме группы, которая становится вымершей) и могут быть объяснены длительно удерживающимися отрицательными скоростями изменения популяций. Модусы же вымирания, как они выясняются в геологи-

ческой летописи, представляются значительно более таинственными, и они породили достаточно споров для того, чтобы взволновать самого пресыщенного палеонтолога». В другом месте той же книги он говорит (стр. 394), что никто до сих пор не собрал достаточно данных для того, чтобы прийти к сколько-нибудь достоверному выводу относительно причин вымирания. Наконец, отмечая различные попытки объяснить вымирание динозавров, тот же автор признает, что некоторые из этих объяснений представляются абсурдными, но это, по его словам, «иллюстрирует отчаянно бедственное положение, в какое палеонтологи попали из-за таинственного вымирания динозавров» (там же, стр. 512).

Затрагивая вопрос о вымирании в одно и то же время многих гигантских млекопитающих, Б. Куртен (1953) отмечал, что проблема подобного массового вымирания до сих пор не поддавалась никаким попыткам объяснения.

Ю. А. Елецкий (1962) писал, что вымирание динозавров и других доминантных групп рептилий мезозоя — одно из наиболее загадочных событий геологической истории.

Итак, рассмотрение причин исчезновения групп органических форм нередко приводило серьезных исследователей к выводу, что нет возможностей даже в общих чертах представить себе факторы, которые могли погубить эти группы, что такие события не поддаются объяснению на основе действия знакомых нам сил природы.

Однако, несмотря на то, что многим ученым причины вымирания казались совершенно или почти недоступными человеческому разуму, эта проблема привлекала внимание почти всех исследователей жизни прошлых времен. Ей посвящались целые книги (Гернес, 1911; Павлова, 1924; Соболев, 1928) и более или менее крупные разделы учебников палеонтологии, исторической геологии, дарвинизма, специальных палеонтологических монографий. О ней писались многочисленные статьи. Проблема вымирания в большей или меньшей степени затрагивается в тысячах работ — биологических, палеонтологических, геологических. Одни из естествоиспытателей усматривали в подобных событиях действия «потусторонних», сверхъестественных сил, а другие постулировали вмешательство каких-то естественных, но совершенно необычайных факторов, катастрофически истреблявших якобы группы организмов, до того занимавших видное или даже господствующее положение в природе. Первая из этих интерпретаций по понятным причинам отвергается всеми естествоиспытателями, не допускающими мысли об участии чуда в делах природы. Вторая же, хотя и не идеалистическая по самой своей сути, означала привлечение некоего чрезвычайного инструмента, который внезапно врывается как deus ex machina в жизнь Вселенной, чтобы навести на Земле новый порядок, снести множество ранее существовавших форм и

открыть дорогу свежим силам, а затем столь же быстро сходит со сцены, чтобы предоставить органическому миру развиваться уже на основе обычных законов. Такое объяснение не может не настораживать биолога-дарвиниста из-за своего откровенно катастрофистского характера.

И все-таки среди биологов довольно широко распространены многочисленные разновидности обоих этих объяснений причин вымирания.

Перед каждым, кто хотя бы в самых общих чертах знаком с теорией естественного отбора, встает вопрос: какое же объяснение дает явлениям вымирания видов дарвинизм? Ведь общеизвестно, что учение Дарвина связывает видообразование с гибелью, отмиранием относительно менее приспособленных особей, а распространение одних видов — с вымиранием других, с ними конкурирующих. Борьба за существование внутри биоса, казалось бы, может быть признана достаточной причиной вымирания видов. Однако очень многим биологам и геологам представлялось недостаточным объяснение вымирания видов противоречиями внутри органического мира — противоречиями внутри популяций одного и того же вида и между популяциями разных видов. Дарвиновская концепция борьбы за существование охватывает и отношения между организмами и абиотическими факторами среды. Вымирание, следовательно, может зависеть и от отношений этой категории. Таким образом, с точки зрения дарвинизма, вымирание видов зависит от всей весьма сложной совокупности взаимоотношений между популяциями данного вида и окружающей его средой с ее абиотическими и биотическими условиями. Для выяснения факторов вымирания необходимо скрупулезное всестороннее изучение этих взаимоотношений и хода их исторических изменений. И вот очень многие естествоиспытатели, изучавшие историю органического мира, приходили к выводу, что вымирание видов необъяснимо ни межвидовой борьбой за существование, ни теми довольно постепенными изменениями абиотических условий внешней среды, которые совершаются ныне или происходили в недавнем прошлом за исторический период развития человечества. Это толкало таких исследователей к признанию необходимости постулирования чрезвычайных внешних событий, способных вызывать гибель отдельных форм и их групп независимо от размеров пространств, ими населяемых. Для того чтобы проверить такие гипотезы вымирания, нужно, конечно, подробно изучить как их, так и явления, которые они пытаются объяснить.

Так или иначе совершенно ясно, что проблема факторов вымирания — чрезвычайно сложная проблема, требующая специального изучения на материале палеобиологии и биологии. Совершенно ясно и то, что она представляет одну из проблем эволюционного учения. Попытаемся определить место этой проблемы в

учении об эволюции органического мира, а также ее связи с другими проблемами и дисциплинами естествознания.

Основной фактический материал, свидетельствующий о вымирании видов на протяжении геологического времени, дается палеобиологией, или эволюционной палеонтологией. Лишь очень немногие факты вымирания видов относятся к сравнительно недавнему прошлому — их свидетелем был цивилизованный человек, и о них говорят документы всеобщей истории человечества. Косвенные указания на вымирание видов дает нам география современных организмов — фито- и зоогеография, показывая случаи эндемизма, которые можно понимать лишь как результат резкого сокращения ареалов распространения видов в течение прежних геологических эпох. Реликтовый характер многих эндемиков нельзя толковать иначе как следствие вымирания, однако неполного, некоторых групп и видов.

К проблеме вымирания органических форм имеют прямое отношение в сущности все важнейшие проблемы эволюционного учения: учение о естественном отборе и различных его формах, проблемы специализации и эволюционного прогресса, а также проблема наследственности и изменчивости. В дальнейшем нам не раз придется касаться вопроса о связи проблемы вымирания с только что упомянутыми разделами эволюционного учения. Поскольку вымирание органических форм происходило преимущественно в геологическом времени, изучение факторов вымирания немыслимо в отрыве от исторической геологии, от учета таких событий, как морские трансгрессии и регрессии, орогенетические и эпейрогенетические движения земной коры. Совершенно ясно, что для изучения вымирания некогда живших на земле существ необходимо знание всех материалов геологической хронологии. Для оценки значения фактов исчезновения органических форм необходимо знание ныне живущих их — близких и отдаленных — родичей, т. е. сравнительной анатомии, эмбриологии, морфологии, систематики, физиологии, этологии и экологии современных протистов, растений и животных. Угасание многих форм есть прямой результат деятельности человека: поэтому эту проблему нельзя изучать без знания материалов, касающихся доисторического и исторического развития человека, который истреблял одни виды посредством охоты, пожаров, активного нарушения структуры биоценозов, сжимал ареалы обитания других видов и интродуцировал третьи, тем самым изменяя условия существования аборигенов, которые вследствие этого в некоторых случаях вымирали.

Вымирание многих форм, даже целых флор и фаун могло зависеть от перемещения полюсов и передвижения материков, если такие события имели место на протяжении геологического времени. Значит, исследование факторов вымирания органических форм требует учета геофизических изменений и событий, которые могли

влиять на судьбы таксонов и их ценозов. Вымирание было, конечно, так или иначе связано с изменениями в физическом состоянии и химизме среды обитания всех организмов. Следовательно, естествоиспытатель, изучающий рассматриваемую здесь проблему, должен принимать во внимание достижения геофизики и геохимии. Изменения климата зависят прежде всего от экстрателлурических явлений, в первую очередь от колебаний количества и характера солнечной радиации. Отсюда следует, что при изучении факторов вымирания мы обязаны считаться и с астрофизическими данными, которые должны были влиять на среду обитания организмов прошлого.

Таким образом, проблема факторов вымирания — очень сложная проблема, представляющая огромные трудности. Тем не менее это — проблема, заслуживающая затраты большого труда на ее серьезную разработку. Ведь от успешного ее изучения во многом зависит дальнейшее развитие эволюционного учения, этой теоретической основы всей биологической науки, с одной стороны, и освещение ряда важнейших вопросов исторической геологии, с другой. В самом деле, без ясного представления о причинах вымирания видов трудно понять действие факторов видообразования и эволюции; знание же факторов, условий и закономерностей вымирания необходимо для полноценного использования палеобиологического метода в геохронологии (стратиграфии) и изучении условий осадконакопления.

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ГИПОТЕЗЫ «ВНУТРЕННИХ» ПРИЧИН ВЫМИРАНИЯ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Очень многие ученые высказывали мнения, согласно которым вымирание видов и групп органических форм есть следствие каких-то внутренних изменений, совершавшихся в организмах независимо от влияния внешней среды. Такие гипотезы коренным образом отличаются от толкований, принимающих во внимание воздействие внешней среды, которое можно мыслить либо как непосредственно вызывающее экстерминацию организмов, не способных жить в изменившейся экологической обстановке, либо как ставящее организмы в условия неблагоприятные, при которых им трудно вести борьбу за существование.

Правда, идея «внутренних причин» вымирания, которые считаются не имеющими никакого отношения к среде обитания организмов, сразу же вызывает скептическое или даже прямо отрицательное отношение у естествоиспытателей, отвергающих участие чуда в явлениях природы. Однако, поскольку многочисленные биологи держались, а иные и до сих пор держатся того мнения, что именно лишь этим фактором можно объяснить исчезновение таксонов органического мира, мы считаем необходимым рассмотреть эту группу гипотез. Их нельзя, по нашему мнению, отбрасывать с порога. В самом деле, даже несостоятельная в целом гипотеза иногда преподносится ее автором в связи с положениями, которые заслуживают внимания при поисках причин вымирания форм. Кроме того, бывает и так, что заведомо несостоятельное, даже виталистическое, теоретическое построение мыслящего биолога способно навести непредубежденного исследователя, отнюдь не склонного к идеалистическим толкованиям событий в истории живой природы, на мысли, которые имеют немалое значение для разгадки причин вымирания.

Можно различать две группы гипотез «о внутренних причинах» вымирания. Одни гипотезы исходят из положения о последовательном исчерпании жизненного потенциала и зависящего от этого процесса угасания филогенетических ветвей. Гипотезы другой группы основываются на тезисе об утрате изменчивости, или «пластичности», обреченными на вымирание филогенетическими линиями; иногда при этом высказывается мысль о том, что утрата «пластичности» находится в причинной зависимости от чрезмерной специализации — сверхспециализации. Что же касается самой идеи сверхспециализации, то даже те, кто принимают ее, обычно не считают сверхспециализацию непосредственной причиной вымирания: чаще всего предполагается, что сверхспециализация резко понижает темпы и ограничивает масштабы эволюционных изменений и тем самым ставит подвергшиеся ей филогенетические линии перед опасностью вымирания. Поскольку, таким образом,

сверхспециализация мыслится не как прямая причина, а лишь как состояние, способствующее вымиранию, мы не будем здесь касаться явлений, которые часто рассматриваются под рубрикой сверхспециализации или специализации.

«СТАРЕНИЕ» И «СМЕРТЬ» ВИДОВ В МИРЕ ЖИВОТНЫХ

Очень широкое распространение среди биологов имели и имеют **гипотезы, исходящие из представления о «смерти» видов,** вполне аналогичной смерти особей. Эти гипотезы имеют прямое отношение к проблеме вымирания, и мы считаем нужным остановиться на них, чтобы прийти к объективной их оценке.

Итальянский палеонтолог Дж. Брокки (1814) отвергал идею полного уничтожения всего населения земного шара катастрофами. Роды и виды, по его представлению, имеют предельный срок жизни, аналогично особям. Как единичный организм изнашивается, стареет и неизбежно умирает, так и роды и виды проходят соответствующие стадии и в конце концов умирают.

Австрийский палеонтолог Э. Мойсисович (1893, стр. 3) утверждал, что изменение последнего оборота взрослой раковины у многих триасовых родов аммоноидей есть сенильный, т. е. старческий, признак, появление которого непосредственно предшествует смерти рода.

К аналогичному выводу пришел другой исследователь мезозойских головоногих германский палеонтолог И. Ф. Помпецкий (1894). Наблюдаемые у некоторых аммонитов так называемые анормальные жилые камеры и связанные с этим явлением другие морфологические изменения Помпецкий считал сенильными признаками. После их возникновения, по его мнению, иногда наступает смерть не всего рода (как думал Мойсисович), а только определенных рядов в пределах рода.

Идею предопределенного срока жизни видов, родов, семейств и более крупных таксономических единиц защищал германский зоолог В. Кобельт (1901).

Американский палеонтолог Ч. Бичер думал, что некоторые морфологические особенности животных указывают на их расовую старость. Он говорил (Бичер, 1898), что шиповатость, т. е. развитие шипов на теле организма, кладет предел морфологическому прогрессу или регрессу и указывает на упадок жизненности (витальности). Гладкий, округленный зародыш (или такая же личинка) приобретает все более сильно и высоко дифференцированные признаки на протяжении периода юности и зрелости. В старости пышное развитие получают шипы, которые становятся все более и

более причудливыми и экстравагантными, но в крайней старческой стадии наступает второе детство, поверхность становится вновь простой. «То же самое представляет, по словам Бичера (там же, стр. 354), история группы животных. Первые виды малы и лишены украшений. Они становятся крупнее, сложнее и разнообразнее до кульминации, когда начинает появляться большинство шиповатых форм. В период упадка могут развиваться экстравагантные типы, и если здесь еще не достигается конец, то группа продолжает существовать, состоя уже из небольших и неспециализированных видов, которые не разделяют общей тенденции к развитию шиповатости». Следуя А. Гайэтту (1894), Бичер различает пять филогенетических стадий: филэмбрионическую, филонепионическую, филонеаническую, филэфебическую и филогеронтическую, которым соответствуют пять стадий онтогенеза: эмбрионическая (эмбриональная), личиночная, или непионическая, незрелая, или неаническая, зрелая, или эфебическая, и старческая, или геронтическая.

Эту же номенклатуру филогенетических стадий принимает и А. Г. Грабау (1902, 1904, 1907). Исходя из идеи предопределенного жизненного цикла таксономических единиц органического мира, Грабау (1902, стр. 917) думает, что многочисленность форм класса брюхоногих в нынешнюю геологическую эпоху и наличие во многих группах «причудливых типов с чрезмерным развитием шипов и бугорков» указывают на то, что морские брюхоногие достигли ныне «акме» своего развития. Чрезвычайно сильно развитая скульптура раковины, по его мнению,— признак того, что уже «близок предел изменчивости» (Грабау примыкает к Бичеру в вопросе о филогенетических стадиях и их признаках). Такие роды, как *Strombus* и *Cypraea*, представлены в нынешних морях лишь филогеронтическими формами.

О «филогенетической старости» говорят очень многие палеонтологи, иногда, по-видимому, мало задумываясь о значении этого понятия. Так, например, Ш. Депере (1907, стр. 221) писал, что высокая специализация радиолитов и гиппуритов есть признак далеко ушедшей вперед эволюции или старости (сенильности) этих ветвей. Дальше он утверждает (там же, стр. 222), что какой-то общий закон ведет «иногда без всякой видимой механической или функциональной причины» филетические ветви ко все более и более резко выраженной специализации. Эта специализация ветвей есть «старческий признак, который предвещает их вымирание и появляется незадолго до него».

По мнению Р. Ларже (1913, стр. 694), существуют настоящие болезни филогенетических ветвей или рас — видов, родов, семейств и т. д. Ясно, что здесь имеется в виду явление, близкое к филогенетическому старению, поскольку в обоих случаях речь идет о понижении жизнеспособности видов и более крупных таксономических категорий, об упадке внутренних жизненных сил,

понимаемом по аналогии с соответствующим процессом в истории особи. Кстати сказать, некоторые сторонники идеи старения видов думают, что различные линии, происходящие от одного и того же ствола, от одной родоначальной группы, могут значительно отличаться одна от другой по темпам старения.

Впрочем, отдельные приверженцы идеи расового старения понимают этот процесс не как предопределенный цикл развития от рождения до смерти, а как явление, зависящее от особенностей данной филогенетической линии и условий ее развития.

Б. Смит (1906, стр. 348), изучавший ископаемых брюхоногих, различал такие понятия, как видовая старость, выражающаяся в определенной орнаментации последнего или немногих ближайших к устью оборотов, и родовая старость, при которой все виды данного рода обнаруживают признаки старости; родовая старость является более ускоренной, чем видовая. Бывают также старческие семейства. Таково, вероятно, семейство Vermetidae, у представителей которого признаки старости появляются в ранней стадии роста, вследствие чего формы, составляющие это семейство, сильно отличаются по облику от нормальных брюхоногих.

В статье, озаглавленной «Смерть вида», итальянский ученый Дж. Дзунини (1933) утверждает, что в вымирании организмов решающее значение имеют «внутренние причины». Вымирание представляется ему неизбежным завершением конституционального процесса. Он думает, что вид имеет какую-то внутреннюю потенцию, и находит аналогию между жизнью особи, развивающейся из яйца, и видом. По израсходовании потенции вид «умирает».

Германский палеонтолог К. Бойрлен (1933) говорит: «Вид, род, семейство и т. д.— не произвольно вырезанные из филогенетических рядов отрезки, как это понималось в чисто ламаркистском или дарвинистском эволюционном учении, а действительные единицы, особи, так сказать, более высокого порядка величины». Эти коллективные «большие особи» («Grossindividuen») в общем ведут себя как единичные особи: проходят стадии молодости, зрелости и старости. Вымирание, смерть вида есть, по Бойрлену, в сущности, то же, что и смерть особи, а именно нормальное явление старости, «старческое истощение» («Alterserschöpfung»). Проблема вымирания есть проблема постольку, поскольку таковую представляет смерть особи. Итак, «причина вымирания, как и причина индивидуальной смерти, лежит в конечном счете в сущности жизни вообще».

Признавая вид за своеобразный «организм», коллективную особь, Бойрлен ссылается на известного германского философа Освальда Шпенглера, который рассматривает человеческие культуры как организмы. Виды и прочие «коллективные особи» проходят возрастные стадии молодости, зрелости и старости в основном так же, как «народные организмы» по Шпенглеру, говорит Бойрлен.

Таким образом, сам Бойрлен указывает на связь своих биологических воззрений с философией Шпенглера, которая изложена этим последним в книге «Гибель Запада». В разделе «Физиогномика и систематика» Шпенглер (1923, стр. 121) проявляет, между прочим, резко враждебное отношение к дарвинизму и говорит: «Будущая биология, несомненно, сделает из определенной длительности жизни родов и видов — в противоположность дарвинизму и с решительным устранением всяких причинных мотивов целесообразности в вопросе возникновения видов — исходный пункт совершенно новой постановки проблемы». Мы только что видели, как палеонтолог Бойрлен выполняет этот «заказ» Шпенглера.

К числу признаков приближающейся расовой смерти Бойрлен относит причудливые формы разворачивающихся раковин у аммоноидей (*Macroscaphites*, *Crioceras*, *Ancyloceras*, *Baculites*, *Hamites*, *Heteroceras*, *Scaphites*). Все такие формы кажутся Бойрлену и многим другим палеонтологам сенильными, т. е. старческими. Это, однако, опровергается, помимо всяких других доводов, фактами стратиграфического и географического распространения развернутых меловых аммонитов. Еще Вальтер (1927, стр. 327), отвергая идею старения и смерти филогенетических ветвей, вполне справедливо указал на то, что так называемые побочные формы аммонитов, как *Scaphites*, *Turrilites* и *Baculites*, нельзя считать старческими, так как они встречаются в разных горизонтах и, следовательно, морфологическая характеристика этих форм, передаваясь по наследству, сохранялась в течение многочисленных поколений. И в самом деле, трудно понять, как можно говорить о старческой слабости, например, рода *Scaphites* после исследований Ф. Фреха (1915), показавшего, что отдельные виды этого рода, имеющие обширное географическое распространение, могут быть использованы как руководящие ископаемые зон сеноманского, туронского, эмшерского, сантонского, кампанского и маастрихтского ярусов верхнего мела Евразии и Северной Америки. Неужели после этого можно еще говорить о патологической или «агонической» эволюции скафитов как одряхлевших форм аммоноидей?

Старая идея Брокки, отвергнутая не только Дарвином, но и Ляйелем (1866, стр. 384), и казалось бы утратившая всякий смысл после победы эволюционного учения, продолжает владеть умами многих палеонтологов.

Такие палеонтологи, как С. С. Бэкман (1887—1907), А. С. Вудвард (1931) и Г. Суиннертон (1930), принимают теорию старения видов, родов и других естественных групп и указывают те или иные «филогеронтические» признаки самых разнообразных животных. Аналогичные мысли развивал также У. Д. Ланг (1919). В пользу идеи «расовой старости» как одной из причин вымирания

животных вообще и динозавров в частности высказался английский палеонтолог У. Е. Суинтон (1934). Этот ученый, подобно другим приверженцам филогеронтизма, говорит о тенденции развития шипов, наблюдаемой якобы у старых и «истощенных» рас (например, у рогатых динозавров и у некоторых раннетретичных млекопитающих), толкует о беззубости старческих форм, подчеркивая, что склонностью к утрате зубов страдали целые семейства. Впрочем, Суинтон не считает расовую старость достаточной причиной вымирания: она, по его мнению, является фактором, «предрасполагающим» к вымиранию.

Эта теория пользуется большой популярностью среди английских палеонтологов, которые изучают ископаемых плеченогих. Дж. Томас еще в 1914 г. писал о явлениях расовой дегенерации у продуктид карбона Великобритании. К этому мнению присоединяется Э. Мюир-Вуд (1928).

Из американских ученых, придерживающихся ныне теории «расовой старости», назовем прежде всего Р. Лолла (1929).

К. Л. Фентон (1931) в своем труде, посвященном эволюции девонских плеченогих рода *Spirifer*, рассуждает о «филетическом старении», которое в конце концов приводит к вымиранию. Этот ученый взял на себя теоретическую разработку учения о старении и смерти видов. Он пытается обосновать броккизм данными современной науки. Для этого он прежде всего дает обзор воззрений своих предшественников, так сказать, классиков теории расового цикла, среди которых видные места занимают Ч. Ф. Бичер (1898), А. С. Пакард (1890), писавший о признаках филогеронтизма у насекомых, трилобитов, аммонитов и плеченогих, и особенно Ч. М. Чайлд (1915).

Э. Д. Мак-Юэн (1919) усматривал признаки расового старения в морфологии раковин у плеченогих рода *Platystrophia*.

О расовой старости как о факторе вымирания трилобитов говорится также в одном из новейших американских учебников палеонтологии беспозвоночных (Твенхофел, Шрок, 1935, стр. 432).

Эту теорию ради краткости мы считаем возможным называть «броккизмом» по имени Брокки, который, как мы уже отметили, высказал мнение о предопределенной ограниченной длительности существования каждого вида и рода, зависящей от определенного запаса жизненной силы. Во вводной части «Основ палеонтологии» К. Циттеля (1934, стр. 22) читаем: «Во многих случаях гибель некоторых форм вызвана, по-видимому, просто **старостью** (подчеркнуто в оригинале.— *Л. Д.*). Очень старые роды принадлежат большей частью к типам стойким и бедным видами. Они как будто утратили способность размножения и находятся, как близкий к смерти индивидуум, в стадии старческой слабости».

Некоторые ученые пытаются подновить основы этой теории, давным давно отброшенной всей передовой наукой.

Такую попытку делает, например, Дж. Э. Дьюрден (1920) в статье, которая посвящена «дегенерации» страуса. Этот ученый думает, что страус и другие Ratitae являются дегенеративными позвоночными. Признаками дегенеративности африканского страуса Дьюрден считает малую величину крыльев, своеобразное сокращение числа пальцев ноги до двух, редукцию оперения. Все эти признаки возникали совершенно независимо от естественного отбора (хотя они, по признанию автора, иногда и имеют адаптивное значение) в силу чисто внутренних причин — «филогенетической деградации и потери генетических факторов» в зародышевой плазме (там же, стр. 182). Эти дегенеративные изменения происходят, по Дьюрдену, так как если бы причина их «действовала поколение за поколением, согласно некоторому определенному предустановленному плану» (стр. 184). Сила, вызывающая дегенерацию, по-видимому, не имеет никакого отношения к воздействию окружающей среды. Дьюрден замечает, что подобные явления побуждают многих ученых принимать существование какой-то «мистической, внутренней, виталистической силы», но сам он считает возможным понимать наблюдаемые у страуса изменения как «старение зародышевой плазмы» (germinal senscence), которое выражается, быть может, в раздроблении и утрате факторов наследственности (стр. 185). Итак, Дьюрден переводит теорию «расовой смерти» на язык современной генетики: воображаемая «дегенерация» страусов зависит у него не просто от расовой старости, а от старения генов, так же как интенсивное прогрессивное развитие других групп объясняется, по его мнению, «мощью» зародышевой плазмы.

Г. де-Бир (1933, стр. 139) утверждает, что «появление признаков в поздних стадиях онтогенеза играло важную роль в эволюции путем геронтоморфоза, который вызывает сравнительно минимальные морфологические изменения и обусловливает **утрату пластичности»** (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*). Изменения, вызываемые геронтоморфозом, влекут за собой, по де-Биру, потерю способности дальнейшего варьирования. Правда, геронтоморфоз — не единственный способ эволюции; филогенетическая линия может омолаживаться, вытесняя из онтогенеза взрослые стадии; «затем она может,— говорит де-Бир (там же, стр. 123),— давать ответвления, радиально расходящиеся по всем направлениям, специализируя те или иные из своих онтогенетических стадий до тех пор, пока не наступит пора расового старения, обусловленного геронтоморфозом...»

Сравнительно умеренным приверженцем антидарвинистской идеи предопределенного развития форм является М. Б. Булмэн (1933), который называет поддерживаемую им теорию «программной эволюцией». Термин этот, предложенный Ф. Л. Кичином, употреблялся до Булмэна У. Д. Лангом (1923). Понятие «прог-

раммной эволюции» было выдвинуто на том основании, что каждый признак «представляется» совершающим предопределенный «рейс». При этом Булмэн спешит заверить читателя, что «ни один из авторов, защищающих «программную эволюцию», отнюдь не имел в виду того, что обычно понимается под телеологией» (там же, стр. 311).

Биологи и особенно палеобиологи нередко говорят об «эволютивном потенциале» групп организмов, от которого якобы и зависит их историческое развитие. Так, Ж.-П. Леман (1955) думает, что двоякодышащие рыбы имеют лишь довольно слабый «эволютивный потенциал». По А. и Ж. Термье (1958), аммониты мелового периода обнаруживают признаки «беспорядка»; эти аммониты представляют гигантские типы, роды с развернутыми раковинами, формы с дегенерировавшей перегородкой. Такие признаки, по категорическому утверждению Термье, — симптомы «усталости» группы в целом.

Р. Дэм (1963) касается хода развития аммоноидей и динозавров в течение мелового периода. У тех и других, по Дэму, наблюдается отход от первоначального типа строения, ведущий сначала к упадку, а затем и к вымиранию. Признаками упадка аммоноидей он считает отступление от билатеральной симметрии раковины, гигантизм, развитие таких форм устья, которые препятствовали свободному общению с водной средой. Динозавры же становились громадными исполинами, на черепах у них развивались рогообразные структуры, и все подобные признаки означали приближение к неизбежной смерти родов и других таксонов.

Известный французский энтомолог и биоспеолог Р. Жаннель (1950) утверждает, что развитие живых существ зависит от непознаваемых, таинственных сил. Он верит в «закон» циклического развития филогенетических линий, которые, пройдя стадии молодости и расцвета, завершаются старческими (геронтическими) типами, угасающими и умирающими естественной смертью.

Крупный французский ученый А. Вандель (1949, 1951, 1955, 1963) понимает филогенез как «сверхиндивидуальный» онтогенез: эволюция, по его мнению, ведет к старению филогенетической линии и ее угасанию. Идея филетического старения занимает центральное место в его взглядах на эволюцию органического мира. В своей недавно опубликованной капитальной работе «Биоспеология» Вандель (1964, стр. 547, 561, 564) полагает, что эволюция любой филогенетической ветви, ведомая какими-то внутренними силами независимо от условий среды, обязательно проходит цикл из трех фаз: 1) возникновения, 2) расцвета и диверсификации и 3) одряхления. В последней фазе животные ищут убежища в пещерах, и вот потому-то пещерные обитатели оказываются столь дегенеративными, в частности, лишенными зрения и пигментации.

Близких взглядов придерживается бельгийский эмбриолог А. Дальк (1949, 1951, 1955). Он тоже видит в эволюции явление, вполне аналогичное онтогенезу и подчиняющееся тем же закономерностям.

Крупный английский палеонтолог С. Дж. Стаблфилд (1960) высказывает ту же идею «старения» видов по отношению к филогенетической истории трилобитов.

Западногерманский палеонтолог К. Берингер (1941) принимает идею Бойрлена о том, что каждая филогенетическая ветвь в своем развитии обязательно проходит стадии юности, зрелости и старения, завершающиеся вымиранием.

В статье о законах эволюции Р. Токэ (1961, стр. 151) говорит, что всякая группа после своего максимального развития стабилизируется, затем наступает период старения, в течение которого большинство филогенетических ветвей исчезает, и в конце концов группа совершенно вымирает. Вопреки Дарвину, по мнению Токэ, группа исчезает чаще всего именно в тот момент, когда виды ее достигают максимальной мощи либо по величине своего тела, либо по совершенству своих органов защиты или нападения, т. е. тогда, когда данная группа имела все шансы выжить. Развертывание раковин у аммонитов Токэ считает явлением дегенерации, предшествовавшим вымиранию. Ныне принимают, как утверждает Токэ, что вымирание филетических ветвей совпадает с исчерпанием наследственного хроматина. И далее он цитирует слова французского зоолога Л. Бертена о том, что «каждая линия имеет определенный эволютивный потенциал» и что «эволюция влечет за собой вымирание в силу того же самого общего закона, в соответствии с которым жизнь обязательно ведет к смерти». Вполне соглашаясь с этим, Токэ настаивает на том, что группы или составляющие их филумы проходят, подобно особям, фазу юности, период зрелости и фазу старости, чтобы в конце концов вымереть. Случается, что, достигнув своего расцвета, группа дает начало совершенно новой ветви, в которой через своего рода переключение энергии впредь концентрируются все эволютивные потенциальности группы. С этого момента судьба группы бесповоротно решена; если даже она, казалось бы, еще полна силы и жизни, она осуждена на частичный или полный упадок.

Понимание филогенетического старения, которого придерживается западногерманский биолог-теоретик Б. Ренш (1954), представляется нам несколько неясным. Он утверждает (стр. 247), что «в бесчисленных случаях филогенетические ряды гибнут, хотя у последних форм нельзя обнаружить никаких морфологических или патологических явлений дегенерации». И тем не менее этого представителя современной «неодарвинистской» школы, по-видимому, несколько смущают знаменитые «побочные формы» ам-

монитов, на которые ссылаются обычно сторонники теории расового старения. По его словам, в некоторых случаях было установлено, что по меньшей мере непосредственно перед вымиранием филогенетических рядов появлялась «патологическая дегенерация». Но Ренш все же не склонен объяснять такую «дегенерацию» действием внутренних причин, не зависящих от среды. Ссылаясь на существующее мнение, что филогенетическое старение могло быть вызываемо последовательным ухудшением условий обмена веществ, Ренш находит, что надо еще проверить, насколько часто подобные физиологические явления устанавливаются у стареющих филогенетических рядов. «Пока что,— говорит автор (там же, стр. 248),— я считаю более вероятным, что тут перед нами лишь один из путей филогенетического старения. Но самым обычным типом мне представляется чисто морфологическая дегенерация в собственном смысле слова, т. е. вырождение, удаление от типического строения группы. Подобно тому, как существует много различных путей видообразования, существуют также различные пути филогенетического старения».

Мы уделяем немалое внимание позиции, какую в данном вопросе занимает Ренш, потому что этот ученый принадлежит к числу биологов, не приемлющих финалистского понимания развития жизни. В данном же случае, как мы видим, он не решается четко отмежеваться от финализма.

Некоторые авторы, на словах отвергающие витализм и связанные с ним объяснения вымирания, по существу защищают идею таинственной жизненной силы и ее иссякания в процессе эволюции. В этом смысле характерна позиция О. Абеля. В своей статье о вымирании (1904, стр. 742) он упрекает Вейсмана в том, что этот крупный зоолог относит (совершенно справедливо!) идеи старости вида, окоченения формы и ее неспособности к дальнейшему изменению к области «недопустимой в естествознании фантасмагории». Абель заявляет, что не может быть никакой речи ни об истечении предопределенного срока жизни, ни о жизненной силе, но в то же время считает возможным говорить о вырождении и старости в конце филогенетических рядов. Он верит в прогрессивное убывание изменчивости и думает, что она приводит к ослаблению внутренней конституции и, следовательно, к вымиранию. Так, появление и эволюцию развернутых и винтовидно завернутых аммоноидей он объясняет дегенерацией, вызванной исчерпанием способности к преобразованиям. Уничтожение вследствие борьбы за существование не могло, по Абелю, быть заметным фактором вымирания такой обильной и распространенной по всему земному шару группы, какую представляют аммониты.

И. П. Толмачев (1927) принимает идею расового старения, в котором он усматривает причину вымирания крупных групп ископаемых животных — трилобитов, аммонитов, мезозойских пре-

смыкающихся и др. Он думает, что значительные эволюционные изменения, ведущие к специализации, требуют большого количества энергии. Поэтому у форм, развивающихся в направлении высокой специализации, часть энергии, которая шла на процессы размножения, используется для изменения различных структур и органов тела. Морфологическая изменчивость возрастает, некоторые части тела получают даже эксцессивное, чрезмерное развитие. Зато плодовитость убывает, и в силу этого животные начинают вымирать, приближаться к расовой смерти. Поэтому-то у форм, близких к вымиранию, нередки разные экстравагантные структуры — резко выступающие шипы, бугры, большие рога и т. д. В то же время раса может казаться хорошо подготовленной к борьбе за существование. Таким образом, вымирание, по мнению Толмачева, обусловливается частичной стерильностью, которая вызывается переключением энергии, обслуживавшей функции размножения, на эволюционные процессы, которые могут вести к образованию экстравагантных структур и гигантским размерам тела. Толмачев не объясняет, каким образом энергия размножения может пойти на построение и усложнение структур как полезных, так и бесполезных. Возможно, что это кажется ему понятным и естественным. Нам, однако, эта энергия представляется в достаточной степени загадочной. Статья Толмачева интересна тем, что она направляет наше внимание к явлениям понижения плодовитости, которые в некоторых условиях могут способствовать вымиранию видов. Тем не менее, предлагаемое им общее решение проблемы вымирания оказывается, по очевидным причинам, совершенно несостоятельным.

Остановимся здесь на воззрениях Г. Э. Кайзера, который посвятил целый ряд работ вопросу об условиях и причинах вымирания организмов. Исследования этого ученого (1955а, 1955б, 1960, 1961, 1964) отправляются от неприемлемого для дарвиниста понимания процессов эволюции и вымирания, но содержат отдельные ценные, на наш взгляд, мысли, которые должны быть приняты во внимание при изучении причин исчезновения видов и более крупных таксонов. В то же время нам кажется, что некоторые положения, выдвигаемые этим автором, идут в разрез другим, им же высказываемым тезисам. Это затрудняет анализ его концепции вымирания.

Прежде всего отметим, что Кайзер — в значительной мере последователь О. Шиндевольфа, палеонтолога-теоретика, который известен ценными работами по разным группам беспозвоночных и своими идеалистическими и катастрофистскими теоретическими построениями. Вслед за Шиндевольфом Кайзер (1964) утверждает, что каждый филогенетический ствол в своем историческом развитии обязательно проходит три стадии: типогенез, типостаз и типолиз — стадии возникновения, стабилизации и рас-

пада. Такой ход изменения не зависит от внешних условий — это имманентный закон развития, определяемый недоступными изучению силами. Различные группы по-разному отвечают на факторы, воздействующие на наследственность, что зависит от стадии развития типа. Каждый тип проходит стадию типолиза, ведущего к вымиранию, лишь один раз в течение всей геологической истории.

Нетрудно видеть близкое сходство этого учения с броккизмом и в сущности невозможно уловить принципиальное различие между этими двумя концепциями. Тем не менее, по Кайзеру (1955а), нельзя думать, что стволы животных стареют подобно тому, как стареют единичные особи, нельзя рассматривать эти стволы как некие организмы высшего порядка. Но что значит в таком случае идея неизбежного прохождения филогенетическими стволами названных трех стадий, последняя из которых обязательно завершается вымиранием? Разве это не есть «стыдливый броккизм»?

Столь же демонстративно Кайзер отметает идею филогенетических болезней, аналогичных болезням особей и ведущих, как и эти последние, к ухудшению состояния болящего и его смерти. Здесь имеются в виду взгляды Ф. Нопчи о «патологической эволюции». Кайзер находит абсурдными, например, попытки объяснить вымирание гигантских форм рептилий как результат акромегалии. Он вполне разумно утверждает, что гигантизм и даже наследственную акромегалию нельзя отождествлять с эволюционными процессами, длившимися миллионы лет. Своеобразное утолщение костей, наблюдаемое у некоторых ископаемых и современных морских коров, особенно у дюгоня, нельзя рассматривать как патологическое явление, тождественное гиперостозам и остеосклерозам. Проведенные Кайзером рентгенологические исследования показали, что особенности строения костей у названных животных по целому ряду признаков отличаются от патологических образований, с которыми их иногда сравнивали. Такие соображения представляются нам вполне разумными и интересными.

Кайзер упоминает некоторые ходячие объяснения причин вымирания (орогенез, климатические изменения и т. д.) и находит их несостоятельными. А поскольку вымирание форм и групп должно же иметь свои причины, автор ищет таковые и находит решение загадки вымирания в тех явлениях, которые совершаются в процессе эволюции, идущей от возникновения типа строения (типогенеза) до его распада (типолиза). Об этом он пишет в своих многих работах, в частности в статье о вымирании ископаемых животных вследствие анатомических декорреляций (Кайзер, 1961). Так, в историческом развитии динозавров древнейшие из этих животных были величиной с кошку (типогенез), в средней стадии эволюции типа (типостазе) происходили закрепление плана строения и дальнейшая специализация, а затем ствол вступал в

стадию типолиза, когда происходила сверхспециализация. Эволюция идет неуклонно во взятом однажды направлении либо к пользе, либо во вред данной группе. Такое историческое развитие может оставить позади «полезную меру плана строения». Может происходить неблагоприятное для животных чрезмерное увеличение тела, эволюция может вести к «нездоровой крайности» и, в конечном счет, к закату типа вследствие искажения плана строения и функций тела,— изменения, несовместимого с возможностью жизни.

Мы излагаем ход рассуждений Кайзера довольно подробно, чтобы показать несколько странный переход этого ученого от полного отрицания концепции старения и смерти филогенетических стволов к категорическому утверждению этой концепции и ее детализации.

Кайзер думает, что ортогенез, не зависящий от его полезности или вредности, происходящий в порядке отклонения от свойственного типу первоначального направления эволюции, по всей вероятности, выражается в поступательном увеличении тела. Это, по мнению автора, иллюстрируется примером развития аммоноидей. На ископаемом материале он различает два признака этих процессов: 1) дисгармонию органов, т. е. дисгармонию между отдельными органами или группами органов, которая может оказаться вредной для типа, но сама по себе не вызывает его вымирания, поскольку она не сопряжена с жизненно важными отношениями органов, и 2) децентрализации, представляющие собой нарушения прежде всего корреляции, которые можно рассматривать как причины вымирания типов (Кайзер, 1964). Другие факторы играли подчиненную роль.

Кайзер рассматривает примеры нарушений филогенетического развития, определяемого планом строения. Это, в значительной мере, как раз те «нарушения» плана, которые всегда приводились броккистами в качестве иллюстраций «старения» видов, в частности шиповатость трилобитов, аберрантные формы плеченогих, например *Richthofenia*, аберрантные типы раковин у аммоноидей (в триасе и меле), децентрализация нервной системы и других, коррелятивно с нею связанных, органов у гигантских заврисхий. Из-за огромного веса тела эти животные могли передвигаться лишь в лагунах. Вследствие удлинения тела головной мозг становится относительно все меньше и меньше, а область, им обслуживаемая, все более вытягивалась в длину. Nervus vagus (блуждающий нерв) должен был обслуживать обширнейшую, вытянувшуюся область, включая важнейшие внутренние органы. Это должно было вести к искажению функций. Головной мозг оказался до чрезвычайности малым в сравнении с телом, вес которого у одного такого исполина, по вычислениям американских ученых, достигал около 50 *т*. Nervus vagus у завропод был очень тонок, а иннервиру-

емая им область была чрезмерно обширной, охватывая, в частности, сердце и легкие. Управление этих мощных органов гигантских завропод маленьким головным мозгом стало уже недостаточным. Такое развитие, шедшее против общего хода филогении тетрапод, направленного в сторону централизации, было не только бессмысленным филогенетически; оно было бессмысленным и в отношении топографии органов. С дальнейшим увеличением тела возрастала дисгармония отношений между органами. Однако увеличение тела само по себе не есть основная причина вымирания. На это указывает существование в настоящее время гигантских китообразных. Подлинной причиной вымирания, по Кайзеру, должна была быть децентрализация, которая в процессе филогенеза сначала вызывала соотношения, совместимые с жизнеспособностью, а в дальнейшем становилась несовместимой с последней. Аналогичные отношения возникали и у орнитисхий. Дисгармонии, возникавшие и усиливавшиеся у динозавров и других мезозойских рептилий, например птерозавров, были причиной угасания этих животных. Типологически-ортогенетическое возрастание величины тела наблюдается и в эволюционных рядах карнозавров. Аналогичные явления Кайзер указывает и в эволюции пахицефалозаврид; и тут ортогенетическое развитие, в частности колоссальное утолщение лобных и теменных костей, приводит, как выражается автор (1964, стр. 40), «к смерти типа». Итак, децентрализация, по словам этого ученого, есть всегда первичный процесс, а угасание, т. е. вымирание, — вторичный и притом вопрос времени. При этом всякое восходящее развитие повышает подготовленность к децентрализации (а следовательно, и к вымиранию).

Возрастающая специализация, по словам Кайзера (1964), есть не только одна из распространеннейших черт эволюционного процесса, но также и одна из наиболее обычных предпосылок к вымиранию, ибо специализация увеличивает возможность декорреляции. Это зависит от того, на какой филогенетической стадии наступает специализация, чем и определяется степень отклонения филогенетического процесса от нормы. Если в типостазе или типолизе жизненность становится уже недостаточной для развития децентрализаций, то может наступить вымирание вследствие спада жизненности. Быть может, именно такие процессы совершались, по Кайзеру, в истории агностид и граптолитов.

Для растений это объяснение вымирания автор считает неприменимым, ибо у них нет «целлюлярно доказуемой нервной системы» (там же, стр. 43): изучение их клеток не позволяет установить наличие такой системы. Поэтому в мире растений децентрализация не может быть причиной вымирания. Впрочем, автор признает также, что вымирание граптолитов и агностид тоже не зависело от увеличения тела, якобы ведущего к децентрализации.

Наконец, Кайзер считает нужным сделать некоторую уступку гипотезе Шиндевольфа и признает весьма вероятным, что первые мутации, которые вели к децентрализации и тем самым к вымиранию, обусловливались сверхчувствительностью некоторых родов по отношению к космическим лучам. Но это, как нам кажется, есть лишь необязательный довесок к теории Кайзера. Климатические и географические факторы, по его мнению (там же, стр. 57), могли играть роль «второстепенных факторов подчиненного значения».

Вообще говоря, вымирание на основе отношений между средой и организмом, по Кайзеру, может происходить лишь при совпадении многих совершенно особенных обстоятельств и притом лишь в случае вымирания высокоспециализированных типов. Таким образом, вымирание, зависящее от отношений между организмами и средой в широком смысле, автор считает редким, исключительным явлением.

Анализ воззрений Кайзера приводит к следующим выводам.

Во-первых, как бы ни старался этот ученый отмежеваться от концепции старения и смерти филогенетических ветвей, его теория представляет собой, без всякого сомнения, одну из разновидностей броккизма. Вполне понятно, что серьезный естествоиспытатель нашего времени не видит ничего соблазнительного в этой идее «циклического» развития органических форм, завершающегося угасанием, вне всякой зависимости от условий среды и их изменений. Но, стоя на позициях типострофизма, Кайзер не может не прийти к «циклизму».

Во-вторых, развиваемые Кайзером соображения о причинах вымирания содержат элементы, безусловно заслуживающие внимания биологов-эволюционистов, и эти элементы должны быть учтены при разработке проблемы вымирания. Существенный интерес представляют в этом смысле данные, показывающие, что в эволюции некоторых форм, например, таких заврисхий, как диплодок и бронтозавр, действительно происходит децентрализация нервной системы — создаются условия относительно неблагоприятного строения и относительно затруднительного иннервирования важнейших органов такими нервами, как блуждающий нерв. Биолог-дарвинист не может, конечно, видеть в таком направлении эволюции фатальный ход развития от типогенеза через типостаз к типолизу. Такая «децентрализация» возникала в результате эволюции путем естественного отбора, которая в определенных конкретных условиях среды может вести и часто ведет к созданию относительно малоперспективных структур и корреляций. Вспомним идею В. О. Ковалевского об инадаптивной и адаптивной эволюции у парнопалых копытных. Так называемая инадаптивная редукция конечностей, по Ковалевскому, происходила не в силу ортогенетической «тяги» к неправильному разрешению «эволюционных задач», а только потому, что в определенной

экологической обстановке она представляла выгодное, даже наиболее выгодное, хотя в общем и малоперспективное, приспособление. На определенном этапе эволюции были осуществимы только такие «инадаптивные» способы редукции конечностей, для «адаптивной» же редукции еще не было необходимых предпосылок. Описываемые Кайзером случаи децентрализации и декорреляции по существу мало отличаются от «инадаптивной» эволюции по Ковалевскому, которая тоже, конечно, не была эволюцией по «ложному» пути.

Следовательно, изучение трудов Кайзера помогает нам в поисках строго научного решения вопроса о причинах вымирания органических форм, несмотря на то, что сам автор исходит из ошибочных общих представлений, навеянных теорией типострофизма. Тут же заметим, что сам создатель этой теории Шиндевольф не считал возможным объяснять на ее основе крупнейшие события вымирания: для этого он разработал совершенно иную гипотезу — гипотезу воздействия космического излучения, о которой будет речь в одной из следующих глав.

«СТАРЕНИЕ» И «СМЕРТЬ» ВИДОВ В МИРЕ РАСТЕНИЙ

О «старении и смерти видов» говорят нам иногда также ботаники. Эта идея, по словам А. С. Кэйна (1944), довольно широко распространена среди работников систематики и географии растений. Так, М. Л. Фернальд (1925) полагает, что древностью некоторых таксонов растений можно объяснить отсутствие у них приспособляемости к новым экологическим условиям. Ф. Мари-Викторин (1938) также склонен верить в какую-то обреченность старых форм, не пытаясь дать рациональное объяснение их постепенному вымиранию. Н. Т. Миров (1938) утверждает, что калифорнийский эндемик *Pinus jeffreyi* обнаруживает признаки расовой старости.

Говоря о дряхлеющих видах или родах, ботаники иногда указывают на естественные причины, обусловливающие, по их мнению, такое состояние некоторых вымирающих растений. В подобных случаях слово «старение» употребляется, быть может, в значительной мере условно, в переносном смысле. Обычно, однако, речь идет о старении и смерти видов в смысле хорошо знакомой нам идеи Брокки. Кэйн (1944, стр. 241), который посвящает проблеме старения видов одну из глав своей содержательной книги «Основы географии растений», заключает разбор этого вопроса следующим вполне понятным заявлением: «Я не думаю, чтобы существовали веские основания для вывода, что некоторые виды физиологически стары или молоды. Можно найти другие объяснения, базирующиеся на фактах и свободные от налета антропоморфизма».

Основную идею брокккизма усиленно развивает известный французский ботаник Г. Госсан (1937, 1942, 1942—1944, 1947а, 1947б, 1952а, 1952б, 1953, 1959).

По мнению этого автора (1947а), каждая филогенетическая ветвь совершает определенный путь. Когда этот путь закончен, группа уходит со сцены и замещается другою. Это, как думает Госсан, подтверждается расцветом пресмыкающихся в мезозое, млекопитающих в третичном периоде, а также расцветом сумчатых в Австралии. Природа, по его словам, страдает недостатком воображения, отсюда — явления конвергенции. В Австралии имеются сумчатые волки, сумчатые медведи, а в Азии — плацентарные волки и медведи, изумительно похожие на аналогичные сумчатые формы. В различных группах эволюция проходит через одинаковые формы. Природа имеет определенную склонность следовать одним и тем же путем.

Закономерности филогенетического развития легче всего обнаруживаются у аммоноидей. Так, древнейшими предками Palaeohoplitidae были аммониты с гладкой раковиной, но примитивный тип группы палеогоплитид характеризуется раковиной с сильной ребристостью. В процессе эволюции образуется вентральная бороздка, прерывающая эти ребра. Но в ходе дальнейшего развития бороздка эта понемногу исчезает, и может получиться впечатление, что раковина проявляет тенденцию вернуться к первоначальному типу. Эволюция, следовательно, кажется циклической. Однако бороздка исчезает не совсем,— остается уплощение, которое так или иначе прерывает ребра. Налицо, значит, лишь кажущийся, а не действительный возврат к предковому типу: эволюция не циклична, а псевдоциклична,— заключает Госсан. После эволюционной стадии, характеризующейся присутствием бороздки, совершается сверхэволюция, которая представляется отступлением к прошлому, но это только видимость. Сверхэволюция обнаруживает стремление к приобретению нового признака, напоминающего признак первоначальный. Этим понятием сверхэволюции Госсан считает возможным объяснить многие проблемы, которые до сих пор оставались неясными.

Другой пример, рассматриваемый Госсаном, относится к голосеменным растениям группы Cycadales. И здесь он находит «сверхэволюционные» формы среди современных родов. Не менее замечательные примеры сверхэволюции дают, оказывается, птицы: зазубренность клюва некоторых птиц, соответствующая зубам мезозойских представителей этого класса, есть, по Госсану, бесспорное доказательство сверхэволюции.

В истории филетической ветви может быть много псевдоциклов, но потом приходит момент, когда источник эволютивной энергии уже исчерпан: наступает фаза старости, выражающаяся в возврате к предковому типу не самой ветви, а ее предков. «Эта по-

следняя попытка вновь обрести утраченную энергию путем подражания отдаленному прошлому терпит неудачу, и наступает смерть» (Госсан, 1947а). Такой несколько торжественной фразой заканчивает автор изложение своей теории.

С. Г. Тамамшян (1965, стр. 163) пишет, что, по Госсану, «сверхэволюционный тип может привести к концу существование изначальной ветви». В определенных случаях «начинается старение и затем вымирание исходной ветви». Так, по словам Тамамшян, понимает Госсан причины вымирания групп организмов и угасания филогенетических ветвей.

«СТАРЕНИЕ» И «СМЕРТЬ» ВИДОВ СРЕДИ ПРОТИСТОВ

Морфологические особенности раковинок представителей отдельных таксонов одноклеточных организмов, например мелких фораминифер и радиолярий, трудно поддаются функциональному толкованию. Нелегко понять, чем, например, были вызваны различные особенности раковинок у родов какого-нибудь одного семейства мелких бентонных фораминифер. Поэтому не очень твердые в своих материалистических убеждениях исследователи часто увлекаются идеей аналогии между жизненным циклом особи и филогенетической историей данного таксона — для объяснения вымирания форм прибегают к идее «смерти» вида или рода.

Крупный советский протистолог В. А. Догель (1951, стр. 464) утверждал, что в филогенезе фораминифер наблюдаются явления старения, дегенерации и вымирания ветвей развития этой группы. Картины дегенерации и старения, по мнению этого ученого, встречаются очень часто. Стареющие формы, по его словам, не дают начала новым видам и родам. «Старение,— писал Догель (1951, стр. 465),— сопровождающееся чрезмерной специализацией, приводит к полному вымиранию целых семейств».

Известный специалист по фораминиферам И. Г. П. Умбгров (1954) в своей статье о палеонтологических аспектах эволюции писал, что не следует преувеличивать значение среды. Ведь нельзя хорошо понять, почему такие организмы, как ихтиозавры и мозазавры, не могли найти убежища в океанических областях к концу мезозоя. «Поэтому,— продолжает Умбгров (там же, стр. 19),— можно задать себе вопрос, не следует ли приписать их вымирание внутренним факторам». Таким образом, этот автор в осторожной форме выдвигает идею возможности вымирания организмов независимо от условий среды, в силу действия каких-то внутренних факторов. Такая возможность, по его мнению, не исключена, хотя он и не настаивает на том, что вымирание может быть результатом

исчерпания внутренних эволютивных сил органических форм в процессе их филогенетического развития.

И. Хофкер (1959) думает, что после того, как вид возник скачкообразно, через мутацию, в пределах вида проходит скользящее изменение. Такие изменения, по всей вероятности, не приводят к образованию новых видов. Но организм, по Хофкеру, не может противодействовать этим изменениям, и они с неизбежностью ведут данный «поток» к смерти, к вымиранию вида. Так, после того как развитие орнаментации раковинки Neoflabellina достигает своей конечной стадии в верхах маастрихта, начинают попадаться болезненные экземпляры. В датских отложениях они встречаются еще редко, но строение их становится, как утверждает этот исследователь, дегенеративным, предвещая полное вымирание неофлабеллин. Таким образом, концепция Хофкера представляет собой своеобразное сочетание мутационизма с идеей смерти вида: цикл жизни вида в его представлении не имеет прямого отношения к эволюции за пределами вида.

Так или иначе, некоторые из крупнейших специалистов по фораминиферам, как мы видим, склонны объяснять вымирание видов этих одноклеточных организмов «смертью видов» в духе броккизма.

КРИТИКА БРОККИСТСКИХ ГИПОТЕЗ ВЫМИРАНИЯ

Различные варианты концепции старения и смерти филогенетических линий были подвергнуты критическому рассмотрению в наших предыдущих работах (1933б, стр. 308—309, 1948, стр. 267—271, 334—340). Ее несостоятельность отмечалась Дж. Г. Симпсоном (1953, стр. 291—293) и Э. К. Олсоном (1965, стр. 115, 123).

Как ни привлекательно, на первый взгляд, это объяснение причин вымирания органических форм, оно бесспорно совершенно ложно, как отмечали еще классики дарвинизма, например М. Неймайр. Оно опровергается, прежде всего, фактами истории органического мира и современного его состояния. Ведь многие основные таксоны естественной систематики организмов существуют на Земле с очень давних времен (с палеозоя или мезозоя) без всяких признаков ослабления их жизнеспособности. Если некоторые из этих групп ныне представлены реликтами, то это зависит от определенных условий их исторического развития, а вовсе не от «иссякания жизненных сил». История растений и животных показывает, что каждый таксон, появившись однажды, больше никогда не возникал вновь. И если тот или иной крупный таксон существует, скажем, от кембрия доныне, то, значит, ныне-

живущие его представители являются потомками кембрийских или даже более древних. Это касается, например, плеченогих, головоногих и всех крупнейших таксонов современных позвоночных, как круглоротые, рыбы и др. То же можно сказать о птицах, млекопитающих: они появились в геологической летописи сравнительно поздно, но все же сотни миллионов лет назад. Древнейшие предки всех многоклеточных растений и животных жили еще в докембрии, и филогенетические линии, приведшие к ныneживущим формам, вымерли отнюдь не от истощения сил.

Кроме того, приверженцы броккизма никак не могут объяснить, какими процессами внутри организмов могло быть вызвано «старение» филогенетических ветвей без всякого влияния внешних факторов: идея эта оказывается мистической по самому своему существу.

Поскольку все известные науке факты свидетельствуют о том, что филогенетические линии продолжают развиваться неопределенно долго без всяких признаков понижения «эволютивной силы», броккистское толкование причин вымирания лишено научного значения. Это, конечно, не значит, что в определенных условиях не может происходить вымирание не только отдельных особей, но и групп особей, значительных частей популяции или даже всей популяции вида (например, при длительном недостатке пищи или ее необходимых элементов, существенном изменении солености и других условий данного бассейна). Но это как раз такие процессы вымирания, которые зависят от экологической обстановки и ее изменений.

ДРУГИЕ ГИПОТЕЗЫ О «ВНУТРЕННИХ» ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ

Броккистское объяснение вымирания организмов, по нашему мнению,—идеалистическое; оно, в сущности, представляет собой лишь видимость, внешнюю форму объяснения событий, происходивших в природе. Существуют, однако, и другие идеалистические гипотезы, которые едва ли необходимо рассматривать; но одна из них, нам кажется, заслуживает внимания как образец мистического понимания факторов исчезновения органических форм. Эта гипотеза усиленно пропагандируется профессором Гамбургского университета А. Мейер-Абихом. Он недавно опубликовал две книги: одну под названием «Психоисторические основы биологии» в Штутгарте (1963), а другую, представляющую собой цикл лекций, прочитанных автором в отделе зоологии Техасского университета, под названием «Историко-философские основы современной эволюционной биологии» в Лейдене (1964). Гипотеза этого ученого в

сущности очень проста. Вымирание отдельных видов, по его словам (1963, стр. 232), пожалуй, может быть в иных случаях объяснено действием внешних факторов, например изменением климата. Но исчезновение целых групп, например нескольких отрядов рептилий в конце мелового периода, никак не может быть приписано действию лишь внешних или лишь внутренних факторов. Оба комплекса причин должны были действовать совместно, для того чтобы вызвать явление, которое автор называет филогенетической компенсацией. Это явление состоит в «уходе» одних и «приходе» новых групп, которые призваны занять место ушедших. Мейер-Абих (1964, стр. 161) исходит из тезиса В. И. Вернадского (1930), согласно которому общая масса органического вещества на Земле на протяжении всех геологических эпох оставалась константной. Колоссальная экспансия млекопитающих при огромном увеличении биомассы животных этого класса на Земле была филогенетически компенсирована вымиранием рептилий (1963, стр. 235). Но как конкретно осуществлялась эта компенсация, направленная на сохранение неизменной константы общей массы живого вещества, в данном случае, наземных позвоночных? Очень просто: «приход» млекопитающих был, как выражается Мейер-Абих, «филогенетическим велением» пресмыкающимся, полученным ими «приказом» исчезнуть, так сказать, «очистить» жизненное пространство для млекопитающих. Биосфера, по этому биологу-мыслителю, есть некий сверхорганизм, органами которого являются отдельные виды. Мейер-Абих вводит еще понятие «филогенетической телепатии». В вопросах физиологии, онтогенетического развития и филогенеза, по его словам (там же, стр. 232), никак нельзя разобраться без «гипотезы бессознательного духовного». Этот элемент, как утверждает Мейер-Абих, играет решающую роль в вымирании целых групп организмов, и во всяком случае нет никакого иного удовлетворительного объяснения данного явления.

Нам кажется, что тут перед нами одна из грубейших форм идеализма в биологии, неприкрытый мистицизм. Любопытно, что при этом Мейер-Абих (1964, стр. 160) привлекает для объяснения процессов развития и вымирания концепцию диалектической триады. *Тезис* этой триады гласит, что вымирание организмов и целых групп организмов вызывается исключительно внешними условиями; *антитезис* утверждает, что существенной причиной вымирания являются не внешние, а внутренние условия; третья же ступень триады синтезирует оба противоположных принципа на высшем уровне, представляя собой идею уже упомянутой нами филогенетической компенсации. Однако механизм такой компенсации остается совершенно таинственным. А между тем, как утверждает Мейер-Абих, из приведенного уже тезиса Вернадского «с физиологической и филогенетической неизбежностью» следует, что

целые группы организмов вымирали, когда начинали эволюировать новые. «Это, — говорит Мейер-Абих (1964, стр. 161),— справедливо в любом случае, независимо от того, было ли вымирание одной группы причиной эволюции другой или обратно (vice versa). Вероятно, имели место оба филогенетических процесса». Но приближает ли нас эта «метабиологическая триада» Мейер-Абиха к пониманию самого механизма вымирания? По нашему мнению, нисколько. Его идеи «филогенетической компенсации» и «филогенетической телепатии» — типичные схоластические понятия, не обозначающие никакого реального процесса в природе.

Мы рассмотрели наиболее популярную группу гипотез строго «внутренних» причин вымирания. Другие гипотезы этой группы пользуются меньшим успехом и, в сущности, едва ли имеют самостоятельное значение. Это гипотезы, допускающие регрессивное развитие организмов, не зависящее от условий существования и вызываемое каким-то имманентным сверхъестественным ослаблением, упадком «жизненной силы». Хотя такие гипотезы имеют хождение и в настоящее время, их ненаучная сущность не вызывает сомнений у подавляющего большинства ученых. Некоторые из этих гипотез были рассмотрены недавно в нашей книге о состоянии эволюционного учения (1966, стр. 77—80) и едва ли заслуживают здесь подробного разбора. В ряде случаев регресс понимается как последовательная утрата генов — сокращение генофонда. Против идей этого воображаемого процесса можно выдвинуть те же возражения, какие мы привели против броккистской концепции.

Таким образом, идея вымирания вследствие каких-то автогенетических процессов, якобы совершающихся внутри организма независимо от среды, должна быть признана несостоятельной: нужно искать иных объяснений вымирания видов и более крупных таксонов животных, растений и протистов.

Некоторым читателям, быть может, покажется, что мы уделяем слишком много места обзору идеалистических гипотез вымирания организмов. Эти гипотезы, безусловно, несостоятельны и теперь довольно единодушно отвергаются не только дарвинистами, но и сторонниками так называемой синтетической теории эволюции, т. е. современными «неодарвинистами», которые стремятся к материалистическому объяснению явлений развития органического мира.

Поскольку за последние три десятилетия синтетическая теория, или постнеодарвинизм (см. Давиташвили, 1966), заняла особо видное место в науке об эволюции живой природы, разбор финалистских идеалистических толкований вымирания органических форм может казаться излишним. Но такой подход к изучению процесса развития и исчезновения видов мы считаем неправильным.

Во-первых, материалистическая в своей основе синтетическая теория встречает серьезное сопротивление со стороны других (в большинстве идеалистических) учений об эволюции. Очень многие крупные исследователи придерживаются идеалистических воззрений или, во всяком случае, относятся к идеям ортогенеза вполне благожелательно. Позиции постнеодарвинистов далеко не так прочны, как это кажется некоторым из них. По нашему мнению, броккизм и другие по существу виталистические концепции будут преодолены не постнеодарвинистами, а дарвинистами. Но для преодоления идеалистических концепций выдающихся биологов необходимо тщательно изучать их воззрения и беспристрастно, добросовестно критиковать такие теоретические построения.

Во-вторых, в общем идеалистические теории могут содержать элементы правильного подхода к пониманию явлений вымирания, что было отмечено нами, например, относительно работ Кайзера.

Учитывая к тому же тот факт, что сторонники синтетической теории эволюции не дали удовлетворительного объяснения причин вымирания (что будет показано в дальнейших разделах) и что такое объяснение пока еще отсутствует, считаем сугубо неуместным пренебрежительное отношение к гипотезам, выдвигаемым биологами, которые склонны к финалистским концепциям.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

ТЕОРИИ «МОНОДИНАМИЧЕСКИХ», ИЛИ «УДАРНЫХ», ФАКТОРОВ ВЫМИРАНИЯ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В этом разделе мы дадим обзор и анализ разнообразных гипотез вымирания, которое их авторами мыслится как результат действия одного или немногих быстро, даже внезапно, действующих факторов. Это нам нужно отнюдь не только для того, чтобы показать недостаточность таких гипотез и сделать вывод о необходимости искать иное объяснение столь замечательного явления в истории биосферы. Мы считаем нужным внимательно взвесить и оценить значение каждой такой гипотезы, чтобы выяснить, не содержит ли она, несмотря на непригодность ее для понимания причин вымирания в целом, какие-либо рациональные элементы, которые должны быть учтены при разработке дарвинистского понимания вымирания. В этом отношении данная группа гипотез резко отличается от финалистических объяснений, которые, на наш взгляд, должны быть отброшены целиком, если даже отдельные доводы, приводимые их авторами, имеют научное значение.

«Загадочные» причины кажущегося внезапным вымирания некогда населявших землю организмов, прежде всего крупных причудливых позвоночных, которые описываются не только в специальных монографиях и научных сводках, но и во множестве научно-популярных произведений, привлекали внимание широких кругов читателей. Естественно, вставал вопрос: что же могло вызвать повсеместное одновременное исчезновение групп всесветного распространения? У пытливых людей, независимо от их подготовки, возникали разные соображения по этому поводу: хотелось понять причину этого таинственного, великого и страшного явления. Особенно грандиозным событием представлялось кажущееся одновременным вымирание чрезвычайно диковинных разнообразных животных — наземных и морских чудовищ — на границе мезозойской и кайнозойской эр. Почти вся масса литературы по данному вопросу поддерживала идею катастрофической внезапности этого якобы поголовного истребления динозавров, ихтиозавров, плезиозавров, аммонитов, белемнитов и прочих мезозойских форм. Оставалось только найти причину этого мгновенного, совершившегося как по мановению волшебного жезла, грозного события. Не удивительно, что эта проблема представлялась крайне заманчивой многим ученым, в своих специальных исследованиях соприкасавшихся с процессами, могущими иметь отношение к вытеснению с жизненной арены животных и растений. Причинами вымирания организмов занялись, кроме палеонтологов и геологов, географы, ботаники и зоологи всевозможных специальностей, генетики, цитологи, астрофизики, физики, биохимики и другие ученые. В результате возникла весьма обширная литература. Почти во всех работах, где рассматривается эта проблема, авторы принимают как уже доказанную истину положение о более или менее

одновременном, геологически мгновенном исчезновении групп организмов — положение, требующее, по меньшей мере, существенных коррективов и конкретизации. Мы считаем нужным сделать обзор всех выдвинутых таким образом гипотез о причинах вымирания. Анализ этих объяснений, сокращая круг возможных предположений, может приблизить нас к выяснению сущности изучаемого нами явления. Мы убеждены в том, что биолог-эволюционист должен с величайшим терпением серьезно изучать весь накопившийся запас теоретических построений в области рассматриваемой проблемы, если он хочет познать истину и прийти к прочно обоснованным выводам. Нельзя пренебрежительно отбрасывать то или иное из таких построений лишь потому, что нам ясна ошибочность его основной идеи.

ТЕКТОНИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ

В поисках причин вымирания многие геологи уделяют особое внимание изменениям в распределении суши и моря, а также в конфигурации материков и океанов, но никакие физико-геологические изменения, без участия других причин, не могли вызвать исчезновение больших групп наземных и водных организмов, которые до того были распространены по всему земному шару.

Некоторые ученые склонны думать, что тектонические «перевороты» представляют собой главную, или даже единственную, непосредственную причину вымирания. Однако против этого возражает И. Вальтер (1927, стр. 328), указывая, что даже поднятие Альп и Гималаев происходило так медленно, что это вызывало постепенную эмиграцию флоры и фауны этих складчатых поясов, но не наносило ущерба населению. Явления диастрофизма приводят к физико-географическим и климатическим преобразованиям, сильно изменяют экологическую обстановку и тем самым в огромной степени влияют на органический мир, обусловливая процессы эволюции и вымирания. Однако сами по себе эти явления не могут быть непосредственной причиной не только повсеместного, но даже местного вымирания достаточно широко распространенных форм. Едва ли можно выдвинуть какие-либо серьезные доводы против такого понимания влияния диастрофизма на органический мир. Правда, среди геологов нашего времени имеются сторонники концепции Г. Штилле (1924), согласно которой орогенетические (горообразовательные) движения совершаются в эпизодические, кратковременные или даже «мгновенные» фазы, отделяемые одна от другой длительными периодами покоя и имеющие всеобщее значение. Но эта концепция, представляющая собою подновленный катастрофизм Кювье — Орбиньи, уже получила заслуженный

отпор со стороны многих геологов. Н. С. Шатский (1937) дал ей достойное название неокатастрофизма. Впрочем, даже те серьезные ученые, которые все еще придерживаются этого странного понимания развития земной коры, едва ли допускают мысль о всесветном истреблении форм или групп животных и растений во время той или иной орогенетической фазы.

Таким образом, ни одной из знакомых нам тектонических причин, взятой в отдельности, нельзя объяснить вымирание форм или групп, имевших всесветное распространение. Подобные причины могли вызвать в крайнем случае вымирание лишь на определенных ограниченных участках.

Итак, наиболее распространенные гипотезы вымирания, исходящие из очень обычных в геологической истории изменений рельефа и явлений диастрофизма, оказываются совершенно бессильными, когда дело касается вымирания больших групп, имевших всемирное распространение и впоследствии совершенно исчезнувших, например, из животных — граптолитов, табулят, четырехлучевых кораллов, трилобитов, гигантострак, аммоноидей, белемнитов, Ostracodermi, стегоцефалов, обоих отрядов динозавров, плезиозавров, ихтиозавров, мозазавров, а из растений — палеозойских папоротников, плаунов, кордаитов. Во многих случаях вымирание отдельных групп и даже нескольких групп представляется совершившимся за сравнительно короткий (в геологическом смысле) отрезок времени, и это обстоятельство ставит подобные теории в еще более затруднительное положение. В частности, эти теории не могут объяснить причины вымирания тех групп наземных и морских пресмыкающихся, которые достигли пышного расцвета в мезозое, но исчезли из геологической летописи в конце этой эры. Вот почему некоторые геологи и биологи стали искать каких-то особенных, универсальных причин вымирания, которые должны были действовать одновременно на всей поверхности земного шара, одинаково и на суше и в морях.

Любопытное и, как нам кажется, довольно остроумное объяснение вымирания предложил Б. Л. Личков (1945), который уверен (стр. 171), что ему «удалось найти и указать истинные причины вымираний животных суши», а также, по-видимому, и моря в определенные моменты геологических периодов.

На протяжении исторической части бытия Земли, т. е. с начала палеозоя, сменилось, по Личкову, шесть геологических циклов, соответственно шести тектоническим революциям: восточносаянской, каледонской, варисцийской, древнекиммерийской, новокиммерийской (которая, по Личкову, произошла в конце мелового периода) и альпийской. Каждая революция создавала контрастный рельеф земной поверхности. Максимально контрастный рельеф создавал и максимальную денудацию, вследствие чего увеличивалось количество выносимых водами солей. На суше эти соли поступали

в почву, и таким образом создавались оптимальные условия для развития растительности, а следовательно, и для животного мира материков, который прямо или косвенно зависит от растений. Однако процесс денудации питает зольными веществами не только почву, но и море. Это благотворно влияло на морскую растительность, следовательно, и на животный мир моря. Таким образом, эта фаза геологического цикла (ее Личков называет ледниковой, так как воздымание гор обусловливало образование ледниковых покровов) была временем расцвета органического мира и на суше и в море. Затем наступала умеренная фаза, «когда рельеф падал несколько в своей интенсивности, и падала денудация, приобретая средние размеры», и, наконец, ксерофитная фаза. «когда интенсивность рельефа была минимальной, и минимальной была водная денудация» (там же, стр. 179). Такие ксерофитные фазы, которые Личков иногда называет также ксеротермическими, и были, конечно, временами великих вымираний.

Одна из наиболее ранних фаз такого вымирания органических форм имела место, по Личкову, в конце силура и самом начале девона. Следующие фазы вымираний были в конце карбона, ранней юре или на границе триаса и юры, затем — на границе мела и кайнозоя (великое мезозойское вымирание) и, наконец, в миоцене. «Вымирания ксеротермических (ксерофитных) фаз,— говорит Личков (там же, стр. 179),— охватывали не все население планеты, а касались менее пластичных форм живых существ; формы жизни более пластичные в это время выдвигались вперед, и с этой точки зрения фазы вымираний являлись фазами усиленного творчества новых порядков и классов в животном мире». Если бы ксерофитная фаза затянулась значительно дольше обычного для нее отрезка времени, то стали бы вымирать и пластичные формы: «при большой длительности ксерофитной диастрофы она, действительно, могла бы превратиться в катастрофу для всего животного населения Земли» (стр. 178). Этого, однако, к счастью, ни разу еще на Земле не было, потому что диастрофы всегда прерывались внезапными поднятиями, создававшими увеличение пищевых и водных ресурсов планеты. Из этого Личков выводит многозначительное заключение, что революционные фазы Земли, связанные с вертикальными движениями, всегда периодически спасали органический мир.

Выдвинутое Личковым объяснение эволюции и вымирания организмов, по нашему мнению, принадлежит к числу тонко разработанных, изящных теоретических построений. Из недостатков же этой теории главный заключается, по-видимому, в ее надуманности. Против нее говорят установленные, хорошо известные палеонтологические и геологические факты. В то же время многие данные, положенные в ее основу, требуют пересмотра. Прежде всего, очень неточными или устаревшими оказываются факты из хронологии появления, развития и вымирания некоторых крупных

групп организмов. Так, автор безоговорочно относит археоциатов к группам, которые подвергались большому вымиранию в конце силура и самом начале девона. По новейшим данным археоциаты вымерли к концу раннего кембрия. Странным является также утверждение о вымирании Ostracodermi в конце карбона; по тем данным, которыми располагает современная наука, они исчезают из геологической летописи уже в девоне. Далеки от точности также и некоторые другие данные о хронологии важнейших групп животных. Впрочем, автор, по всей вероятности, не придает существенного значения точности этих палеонтологических фактов. Это видно, например, из его обращения со стегоцефалами. В одном месте своей статьи, желая доказать, что «и гибель форм старых, и появление форм новых... происходили пароксизмами в виде внезапного исчезновения и появления», автор решительно утверждает, что «именно внезапно расцветают в перми стегоцефалы» (там же, стр. 160). В другом же месте он говорит о вымирании больших амфибий на границе карбона и перми. Поскольку и в последнем случае речь может идти только о стегоцефалах, приходится думать, что они испытали окончательное (или, в крайнем случае, большое) вымирание задолго до своего внезапного расцвета.

Еще менее понятным является игнорирование того факта, что великая перемена в наземной растительности совершилась не в конце мела и не на границе между мелом и кайнозоем, а гораздо раньше,— в средней части мелового периода. Если тектонические потрясения действовали на мир животных через мир растений, то почему же автор умалчивает о зависимости этой революции в мире растений от соответствующего тектонического переворота, который, конечно, не может быть ларамийским (новокиммерийским, по терминологии Личкова)?

«Не трудно убедиться,— говорит Личков (там же, стр. 160),— что каждый раз революция в органическом мире всеземного масштаба происходила в фазу образования складок земной коры или орогенеза». Такая синхронизация будет, действительно, нетрудной, если мы решим, что для этой цели вполне достаточно поверхностного ознакомления с отдельными фактами из палеонтологии и исторической геологии. Но в то же время она окажется совершенно бесполезной. При серьезном же отношении к этому важному и интересному вопросу его изучение есть дело чрезвычайно сложное и трудное.

Таким образом, теория Личкова должна быть отнесена к числу неудовлетворительных попыток постановки проблемы вымирания.

П. Эскола (1956) утверждает, что моменты великого вымирания совпадают с эпохами интенсивной орогении, с которыми связаны оледенения и аридные климатические условия. По М. Вашидчеку (1959, стр. 122), во время орогенетической фазы происходит не только образование многих новых видов, но и вымирание

старых: обогащение биотопов новыми видами и вымирание других видов, в сущности,— симптомы одного и того же процесса.

В замечательной статье об орогенетических революциях и органической эволюции Т. С. Уэстолл (1954) показал, что ученые нередко преувеличивают роль горообразовательных процессов в развитии и вымирании видов. Он пришел к заключению, что широко распространенное представление об орогенетических и эпейрогенетических движениях земной коры и совпадении вымирания некоторых групп организмов с определенными орогенетическими периодами является грубо упрощенным. Явно ошибочно, по Уэстоллу, положение, будто бы каледонский орогенез (поздний силур — ранний девон) имел всемирное распространение. Уэстолл утверждает, что нельзя думать, будто какой-то определенный орогенез вызвал появление наземных животных и наземной флоры. Он не допускает мысли, что заполнение и смятие в складки силурийских геосинклинальных морей вызвали вымирание граптолитов или что какие-то обширные трансгрессии и регрессии меловых морей были роковыми для существования крупных мезозойских морских рептилий и аммонитов. Такие изменения, несомненно, имели значение в жизни видов животных, но сами по себе не были достаточны для их появления, эволюции и вымирания. Все эти группы пережили различные движения земной коры, хотя, быть может, со значительными потерями местного значения; но эти животные, по Уэстоллу, становились все более специализированными. В конце концов выживали лишь немногие и то ненадолго; но они вымирали не вследствие прямого действия тектонических движений, а почти наверняка в результате конкуренции со стороны более приспособленных обитателей тех же самых экологических зон.

Таким образом, Уэстолл считает невозможным приписывать вымирание широко распространенных животных диастрофическим пертурбациям. С этим нельзя не согласиться.

Известный английский палеонтолог Т. Н. Джордж в своих работах рассматривал общие вопросы эволюционного учения, в частности проблему вымирания. Его соображения о роли орогенетических движений в эволюции и вымирании организмов представляются нам весьма интересными. Он ссылается на то, что до недавнего времени было принято считать почти бесспорно доказанной истиной, будто бы экспансия рыбообразных позвоночных в девоне была вызвана каледонским орогенезом, а век рептилий начался вследствие изменений, вызванных герцинскими движениями, упадок же пресмыкающихся и занятие их места млекопитающими ставили в причинную зависимость от альпийского горообразования. Однако в последние годы, по Джорджу (1958, стр. 415), высказывались сомнения в существовании тесной связи между эволюцией организмов и тектоническими движениями земной коры. При этом Джордж ссылается на работы Л. Дж. Генбеста

(1952) и Уэстолла (1954). Возражения против сверхупрощенной хронологической схемы орогенетических периодов и фаз исходят, по Джорджу, из двух основных источников: геологического и экологического. Теперь, по словам Джорджа, известно, что каждый орогенетический цикл охватывал относительно длительный отрезок геологического времени и расчленялся на субциклы, между которыми происходили второстепенные движения. Подобные орогенетические движения едва ли могли производить на биос мощное воздействие, способное вызвать катастрофический кризис в эволюции органического мира. Например, каледонские движения, которые на территории нынешней Великобритании преобразовали дно геосинклинального моря в высокие горные хребты, продолжались, быть может, 150 млн. лет. Нельзя думать, что земная кора подвергается ритмическому чередованию покоя и деформирующего движения. Синхронизация главных орогенетических движений в континентальном масштабе затруднительна или даже невозможна. Существовавшая еще недавно концепция синхронной всемирной орогении должна быть решительно отброшена. Система Карроо в Южной Африке, мощностью, возможно, в 20 000 футов, состоит из более или менее непрерывно отлагавшихся осадков, накоплявшихся от карбона до юры; этот отрезок времени охватывает герцинский орогенез Европы. Ларамийская революция в Северной Америке произошла, в основном, тогда, когда в Европе отлагались осадки меловой системы, испытавшие лишь незначительные нарушения. Дравидийская группа горных пород накоплялась в Индии от кембрия до карбона, т. е. в течение времени, соответствующего каледонской орогении Европы.

При таких обстоятельствах, рассуждает далее Джордж, было бы крайне примитивным предположение, что орогенетическая деятельность, проявлявшаяся не одновременно в пределах одного материка, должна была иметь радикальное влияние на эволюцию целых групп организмов, хотя всегда должны были происходить некоторые нарушения местных биот (фаун и флор), вызывавшие, быть может, значительные цепные реакции. Эти соображения представляются нам достаточно убедительными: Джордж прав, выступая против преувеличения значения диастрофизма в эволюции и вымирании групп органических форм. Что касается его понимания причин вымирания, то оно будет затронуто нами в другом месте.

Мы разделяем мнение этого ученого, отвергающего возможность объяснения эволюции и вымирания форм как непосредственный результат каких-то «физических революций». Он, по нашему мнению, прав, когда утверждает, что это вовсе не означает отрицания значения изменений физических ландшафтов в создании новых биотопов и новых направлений давления отбора. Переломы в физических условиях среды, по Джорджу, должны рассматривать-

ся в общем сложном комплексе факторов, влияющих на организмы в борьбе за выживание. Это положение удачно иллюстрируется примером вымирания индигенных млекопитающих в Южной Америке вследствие иммиграции туда североамериканских форм в результате возникновения в позднем кайнозое Панамского перешейка.

Нельзя не признать, что движения земной коры создают предпосылки для возникновения ландшафтов, которые становились ареной сложных отношений между организмами, нередко вызывавших вымирание многих видов. Мы считаем необходимым подчеркнуть это во избежание недоразумений относительно понимания причин и условий вымирания органических форм.

ГИПОТЕЗЫ «ГАЗОВЫХ» ФАКТОРОВ ВЫМИРАНИЯ

Некоторые ученые ищут причин вымирания организмов в изменениях количественных соотношений газов в земной атмосфере.

Так, А. П. Павлов (1924, стр. 93), касаясь вымирания многих групп в так называемые «критические эпохи» в конце некоторых больших подразделений геологического времени, отмечает, что причиной подобных явлений не могут быть климатические изменения, связанные с явлениями диастрофизма. Далее, он говорит о тех вулканических явлениях, находящихся в связи с образованием гор, поднятиями и опусканиями земной коры, которые могут быть поставлены в соотношение с явлениями вымирания, если принять гипотезу отравляющего действия продуктов вулканических извержений. Сославшись на то, что великие эпохи вымирания — конец палеозойской эры и конец мезозойской эры — хронологически соответствуют двум «великим геологическим революциям» (герцинской и ларамийской), Павлов (там же, стр. 109) говорит: «Вымирание в эти эпохи не ограничивалось или одними наземными или одними морскими организмами, а захватило тех и других. Как будто это явление обусловливалось одной общей причиной и для разнородных групп и для существенно разных местообитаний. Интенсивное в эти эпохи проявление вулканизма (и континентального, и подокеанского), пожалуй, лучше соответствует этому требованию, чем другие факторы вымирания, на которые преимущественно обращалось внимание в литературе, посвященной этому вопросу».

Д. Н. Соболев (1928, стр. 72) считает одним из важнейших факторов вымирания животных и растений «газовый голод», зависящий от тектонической жизни земной коры — от всесветных

универсальных тектонических революций. По мнению этого ученого, при приближении каждой такой революционной, или диастрофической, эпохи в связи с усилением вулканических процессов увеличивалось количество углекислоты в атмосфере, что нарушало нормальный газовый обмен у наземных и водных животных и создавало для них газовый кризис, с которым они не в состоянии были справиться. Но вскоре после этого зеленая растительность вбирала в круговорот жизни повышенный запас углекислоты и начинала выделять соответственное количество кислорода, вследствие чего газовый голод животных прекращался. Прекращение усиленной поставки углекислоты к концу каждой диастрофической эпохи создавало «углекислый голод», с которым этот автор связывает кризис флоры. «Великие вымирания», по его мнению, зависят от таких «кризисов жизни», обусловленных тектоническими процессами.

Упадок динозавров в позднем мелу настолько совпадает во времени с ранней экспансией покрытосеменных, что невольно возникает мысль о какой-то связи между этими событиями. А. Шатц (1957) высказал мысль, что эксплозивное распространение покрытосеменных могло сильно обогатить атмосферу кислородом вследствие относительно высокой фотосинтетической эффективности растений этой группы по сравнению с ниже организованными растениями. Если это верно, то должно быть соответствующее снижение количества свободной углекислоты и, следовательно, климат должен был изменяться. Изменения в составе атмосферы должны сопровождаться соответствующими изменениями в количествах этих двух газов, растворенных в поверхностных водах. Как поздний карбон (пенсильван), так и меловой период были временами обильного формирования каменного угля, а после них, соответственно в перми и палеоцене, возникали менее равномерные и более дифференцированные климаты. По мнению Шатца, вредное физиологическое влияние возросшего количества кислорода, быть может, селективно (избирательно) элиминировало некоторые группы рептилий, как динозавры. Это объяснение, как говорит Ньюэлл, неприменимо к пермо-триасовому кризису, так же как к бесчисленным другим примерам массового вымирания.

Таким образом, гипотеза Шатца, действительно, может претендовать на объяснение лишь вымирания на грани мела и кайнозоя. Однако и тут это объяснение совершенно неприменимо, потому что увеличение количества атмосферного кислорода, если оно и происходило, то происходило чрезвычайно медленно, тем более что прогрессивная эволюция несомненно способствовала значительной диверсификации и экспансии органических форм в сторону тех местообитаний, где до того жизнь животных либо отсутствовала, либо была гораздо менее обильной, чем ранее. Возникли птицы

и начали претерпевать экспансию млекопитающие — эти две группы гомеотермных организмов усиленно потребляли кислород. Следовательно, едва ли количество этого газа могло достичь величины, неблагоприятной для каких-либо наземных животных. Гипотеза Шатца, по-видимому, полностью отпадает.

ГИПОТЕЗЫ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

Многие ученые видят важнейшую причину вымирания организмов в климатических изменениях. В отношении наземных позвоночных такого взгляда держался П. П. Сушкин (1922). Н. Н. Яковлев (1922, стр. 95) утверждает, что «единственным первичным геологическим фактором, определенно являющимся причиною вымирания, следует признать изменения климата, периодически происходившие в прошлом истории Земли. Изменение климата было вообще причиною изменения органического мира в крупных чертах, так как вымирание, освобождая места в экономии природы, давало стимул к развитию новых групп, занимавших место вымерших». По мнению Яковлева (там же, стр. 92), «одна группа не вытесняет другую, вступая с нею в борьбу, но занимает место, ею освобождаемое, вследствие вымирания от неблагоприятных условий жизни, прежде всего неорганических и прежде всего климатических».

Германский палеонтолог Ф. Фрех (1906) утверждал, что широкое уничтожение организмов, т. е. сравнительно быстрое вымирание больших групп, вызывается, главным образом, крупными климатическими и географическими изменениями. Такие изменения ослабляют сопротивляемость многих форм, в особенности же односторонне специализированных. Вымирание огромных мезозойских пресмыкающихся было, по Фреху, предварительным условием восхождения млекопитающих. Однако тропические области, прежде всего Африка и северная часть Южной Америки, не испытали на границе между мезозоем и кайнозоем существенных климатических и географических изменений, и здесь, казалось бы, могли сохраниться динозавры и птерозавры. Эти пресмыкающиеся, по Фреху, погибли вследствие неравной борьбы с млекопитающими и птицами. Таким образом, развитие высших классов позвоночных Фрех считает существенным и даже решающим фактором вымирания мезозойских групп рептилий в тропической зоне. Но в таком случае трудно понять, что же могло препятствовать действию этого фактора в других областях.

Р. С. Лолл, который, как мы уже знаем, одной из главных причин вымирания считает расовое старение, склонен приписывать изменениям климата исключительно важное значение в эволюции и исчезновении форм. Рассматривая возможные причины вымира-

ния динозавров группы Sauropoda, он (1924, стр. 276) говорит: «Самым вероятным является мнение, что их вымирание, так же как и их появление и общее направление их эволюции, есть результат реакции на изменения климата».

Вопрос о роли климата в вымирании животных довольно подробно разобрал А. Аудова (1929) в статье о вымирании мезозойских пресмыкающихся. Он подчеркивает, что рептилии — термофильные (теплолюбивые) и стенотермные организмы. Понижение температуры на границе между мезозоем и кайнозоем оказало отрицательное влияние на процессы размножения этих животных. Ухудшение климата, выразившееся в похолодании и более резких колебаниях температуры, пагубно действовало на развитие зародыша и молодь. Это вело к вымиранию пресмыкающихся. Автор собрал много фактов, свидетельствующих о термофилии и стенотермности этого класса. Такие данные приводятся даже относительно змей, хотя эта группа достигает своего расцвета уже после мезозоя, т. е. в условиях ухудшенного, по мнению Аудова, климата, что скорее подрывает его гипотезу, чем подтверждает ее. Этот ученый отвергает предположение о вытеснении пресмыкающихся млекопитающими и утверждает, что сначала погибли мезозойские рептилии и только после этого млекопитающие получили возможность свободного развития. Последние достигли господствующего положения, вероятно, в силу того, что их размножение может протекать независимо от температуры наружной среды.

В капитальной монографии, посвященной фитостратиграфическому анализу флоры меловых отложений Западного Казахстана, В. А. Вахрамеев (1952, стр. 306) рассматривает некоторые из важнейших вопросов эволюции наземной растительности в юрском и меловом периодах. Проследив изменения физико-географических условий, существовавших тогда в северном полушарии, этот исследователь пришел к заключению, что «именно эти перемены, выразившиеся в появлении аридного пояса в конце верхней юры в северном полушарии, и повлекли за собой гибель мезофитной растительности на широких пространствах, позволив покрытосеменным растениям, уже существовавшим в недрах юрской флоры, начать свое победное шествие по земному шару».

Изучение фаций континентальных пород и характера юрской растительности позволяет, по Вахрамееву (там же, стр. 307), предположить, что «в течение нижней и среднеюрской эпох на территории Ангарского материка существовал гумидный климат, более умеренный на севере и тропический на юге». В пользу этого говорит также, по мнению автора, широкое распространение процессов выветривания, охвативших огромную территорию и создавших известную юрскую кору выветривания. Аридный же пояс пустынь и полупустынь не получил тогда сколько-нибудь широкого распространения, о чем, по Вахрамееву, свидетельствует почти пол-

ное отсутствие соответствующих осадков и остатков ксероморфных растений. В конце поздней юры физико-географическая обстановка существенно меняется. Внутри Ангарского материка возникает мощный аридный пояс, который протягивался с востока на запад через Центральную Азию, Синцзян, Среднюю Азию, Южный Казахстан и далее через Закавказье и Иран в Аравию и Северную Африку. На существование такого пояса указывают, по Вахрамееву, красноцветные осадки, сопровождаемые залежами гипса и каменной соли. Растительных остатков эти толщи практически не содержат.

В западной части Северной Америки в юре также появляются красноцветные породы, сопровождаемые гипсом и солью, и это тоже свидетельствует, по словам Вахрамеева, об аридизации климата на территории, охватывающей юго-западные штаты США и Мексики. В нижнемеловых отложениях Северной Мексики известны залежи гипса. В Арканзасе и Луизиане ангидриды достигают мощности до 150 *м*. Аналогичные образования отмечаются в верхней юре или нижнем меле также и других участков США. «Красноцветные и гипсоносные отложения намечают,— по Вахрамееву (там же, стр. 308), — существование засушливого пояса, вытянутого, в общем, с юга на север вдоль восточной окраины возникших в конце юры горных сооружений Кордильерской геосинклинали, отгородивших остальную часть континента от Тихого океана».

Все это убедило автора в том, что в Азии и Северной Африке в конце поздней юры возникла аридная зона в общем широтного простирания, и такая же аридная зона появилась в Северной Америке, где она была ориентирована меридионально.

Вахрамеев думает, что появление в конце юры — начале мела аридного пояса, вероятно, привело к уничтожению влаголюбивой юрской растительности. Возросшая сухость климата позволила покрытосеменным использовать преимущество организации своих вегетативных и репродуктивных органов.

По мнению Вахрамеева, покрытосеменные зародились в недрах юрской флоры и произрастали в составе сообществ возышенных областей. «Толчком, облегчившим покрытосеменным завоевание обширных пространств, явилась,— по словам этого ученого (там же, стр. 316),— аридизация климата центральной части Азиатского и Северо-Американского материков, происшедшая в конце юры — начале нижнего мела и, несомненно, местами уничтожившая влаголюбивую юрскую растительность, состоявшую из папоротников, цикадовых, беннетитов и хвойных, а местами сильно затруднившая дальнейшее ее существование».

Картина, даваемая Вахрамеевым, несомненно представляет большое научное значение и должна стимулировать дальнейшие исследования в намеченных этим ученым направлениях. Однако она вызывает некоторые замечания.

Во-первых, могло ли рисуемое Вахрамеевым возникновение аридных поясов быть столь катастрофически быстрым, чтобы вызвать уничтожение юрской флоры голосеменных и споровых растений? Признание такого фактора было бы равносильно принятию идеи неокатастрофистского характера.

Во-вторых, едва ли можно думать, что покрытосеменная растительность могла занять лишь пространства, заранее освобожденные от более древней растительности внезапно возникшей сухостью климата. Поскольку сам Вахрамеев признает (стр. 316), что «покрытосеменные растения, благодаря своей более совершенной организации и удивительной способности к приспособлению, с необычайной быстротой завоевывают главенствующую роль в составе растительности земного шара», что могло мешать этим растениям вытеснять своих менее совершенных современников и без всякой аридизации климата?

В-третьих, наряду с мнением о необычайной аридизации в поздней юре — раннем меле существуют в науке и иные представления, в том числе и прямо противоположные идеям Вахрамеева.

Интересная гипотеза этого исследователя, несомненно, заслуживает большого внимания, но в ее нынешнем виде она представляется нам неприемлемой.

Видный бельгийский палеонтолог Э. Казье (1960, 1962) уделяет много внимания вымиранию органических форм и его причинам. В своей прекрасной монографии «Игуанодоны Берниссара», посвященной памяти Л. Долло, этот ученый анализирует причины вымирания динозавров вообще и игуанодонов в частности, стремясь к объективному изложению и беспристрастной оценке различных, обычно противоречивых мнений, которые высказывались по этому вопросу. Этот разбор приводит Казье к следующему выводу (1960, стр. 105): «Что бы то ни было, в большинстве случаев, если не во всех, великие исторические преобразования фаун и в частности вымирание динозавров, представляющее лишь один из аспектов этих событий, надо приписывать совместному действию факторов и обстоятельств. Если мы оставим в стороне факторы и явления внутреннего происхождения, которые, по Аранбуру, некоторым образом подготовляли вымирание, все эти факторы входят в понятие «борьбы за жизнь» в наиболее широком смысле». Далее, однако, он несколько уточняет свою мысль, говоря, что «из рассмотренных уже фактов особого внимания заслуживает по-видимому, наряду с исчерпанием эволютивного потенциала, подготовляющим вымирание, и высокой специализацией, «обоюдоострое оружие», существенное сокращение теплых зон в конце мела и болот вследствие усыхания» (там же, стр. 115). Затем он называет в качестве немаловажных дополнительных причин усиленное формообразование вследствие интенсификации мутирования и в результате этого умножение хищников и конкурентов.

Действие факторов, связанных с геофизическими явлениями, он считает более косвенным и гипотетичным.

Более обстоятельное рассмотрение причин вымирания содержится в другой работе Казье (1962) «По поводу важности флуктуаций солнечной активности в детерминации морских трансгрессий и других физических факторов эволюции биосферы». Здесь автор рассматривает так называемые внешние факторы биологических преобразований. Мы воздержимся от анализа этого труда в целом и остановимся лишь на тех его положениях, которые имеют наиболее близкое отношение к проблеме вымирания.

Рассматривая вопрос о расширении теплых географических зон в течение геологического времени, автор отмечает, что непосредственным биологическим последствием таких изменений является перестройка ареалов распространения организмов и уменьшение, а то и исчезновение фаунистических провинций. Упадок рептилий в конце мезозойской эры зависел отчасти от общего похолодания. Это похолодание, по словам автора, было тем более действенным фактором вымирания рептилий, что тогда установилась сезонная цикличность, благоприятная для млекопитающих как гомеотермных животных и неблагоприятная для пойкилотермных, каковыми были рептилии. Возрастание суточных колебаний температуры тоже должно было благоприятствовать гомеотермам. Однако Казье старается как можно всестороннее рассмотреть причины изменений в биосфере, учитывая самые разнообразные факторы. Развитию млекопитающих благоприятствовал, кроме установления сезонной цикличности, упадок рептилий, вызванный общим похолоданием в конце мела и начале палеоцена. Но эволюция млекопитающих зависела и от других физических факторов. Великие позднемеловые трансгрессии значительно сократили поверхность суши, т. е. ту область, где могли жить наземные позвоночные. Затем климатические изменения в конце этого периода, по-видимому, вызывали осушение болот, подготовив, таким образом, вымирание некоторых групп. Это осушение, быть может, следует рассматривать как следствие уменьшения количества углекислого газа в результате снижения интенсивности вулканизма, которое должно было сопровождать регрессию морей конца мелового периода.

Таким образом, Казье рассматривает не только те явления, которые непосредственно вели к вымиранию видов, но и причины этих явлений. Он стремится проследить всю цепь событий, происходивших в космосе и на Земле и в конечном счете приводивших к существенным изменениям в составе биоса. Такая задача чрезвычайно сложна и трудна. Не удивительно, что попытка разрешить ее потребовала от автора привлечения многих гипотез, в значительной мере умозрительных и спорных. Общая картина оказалась достаточно запутанной, но все же вполне ясно, что Казье

придает особенно большое значение климатическому фактору вымирания наземных животных на грани мезозоя и кайнозоя.

Гипотеза о вымирании вследствие изменения климата — одно из самых простых объяснений причин исчезновения видов и групп. Поэтому такая мысль часто приходит в голову раньше других возможных причин. Незнакомому с литературой по данному вопросу, естественно, может показаться, что эта простая и интересная мысль не привлекала прежде должного внимания людей, изучающих историю органического мира. В этом отношении любопытна статья покойного Г.- Й. Бинге (1964), который утверждал, что в историческом развитии млекопитающих и близких к ним рептилий было два крупных переломных момента, совпавших с резкими нарушениями спокойного развития климата. Первый из этих разрывов произошел в перми и раннем триасе, а второй — в конце мела и начале третичного периода. Решающим фактором эволюции жизни автор считает климат с его изменениями. Похолодание, утверждает он, вызывало катастрофическое вымирание рептилий и благоприятствовало млекопитающим. Так, флора позднего мела, по Бинге, указывает на «прохладный климат», а позже, в начале палеогена, «вернулся» более теплый климат юры и раннего мела. Поздний мел — время вымирания гигантских рептилий, которые до того беспрепятственно развивались в условиях теплого климата, господствовавшего на всей Земле. Похолодание в конце мела способствовало распространению и эволюции млекопитающих и вымиранию крупных пресмыкающихся. Таким образом, Бинге чрезвычайно просто решал проблему, и в этом помогло ему отсутствие у него сведений о бесконечной сложности реально протекавших процессов исторического развития органического мира.

Обилие подобных гипотез, сплошь да рядом выдвигаемых без попытки серьезного изучения палеобиологических и геологических фактов,— одна из специфических особенностей состояния рассматриваемой нами проблемы; она привлекает внимание очень многих мыслящих людей, в том числе лиц, далеких от палеобиологии, эволюционного учения и геологии.

Таким образом, многие ученые полагают, что решающей причиной вымирания мезозойских групп пресмыкающихся было некоторое похолодание в конце мелового периода. Однако существует и противоположное мнение. Оно было высказано американским исследователем Р. Б. Коулсом в работе, написанной им совместно с Э. Г. Колбертом и С. М. Боджертом (1946). Эта работа посвящена экспериментальному изучению выносливости американского аллигатора по отношению к температуре среды, а также значению полученных данных для выяснения образа жизни, эволюции и вымирания динозавров. Коулс думает, что вымирание этих крупных пресмыкающихся в конце мезозойской эры может быть объяснено повышением температуры; его не смущает то обстоя-

тельство, что история Земли и жизни не дает нам никаких указаний на потепление в конце мелового периода. Колберт и Боджерт полагают, что вымирание есть сложное явление, которое едва ли можно объяснить исключительно изменениями температуры.

М. И. Будыко (1967б, 1968) считает важной причиной вымирания животных похолодание, происходящее вследствие выбрасывания при вулканических извержениях пыли, попадающей в атмосферу. Эта пыль, находясь в атмосфере, задерживает солнечную радиацию и тем самым понижает среднюю температуру воздуха. Поэтому, как предполагает Будыко (1967б, стр. 27), в эпохи сильной вулканической деятельности «вероятность одновременного извержения большого числа вулканов была наиболее велика». Автор пишет (там же, стр. 26): «В современных палеонтологических исследованиях установлено, что различные в биологическом отношении группы животных, занимавшие совершенно отличные экологические ниши, часто вымирали одновременно. Так, в частности, большинство вымерших отрядов и подотрядов рептилий и амфибий исчезли в три критических момента геологической истории, соответствующих концам пермского, триасового и мелового периодов.» Все эти три момента были, по Будыко, эпохами активной вулканической деятельности. Конец палеозоя и мезозой в общем характеризовались слабо выраженной термической зональностью, что «создавало благоприятные условия для существования не имеющих терморегуляции животных на всей Земле» (там же, стр. 27). «Можно думать,— заключает автор,— что неизбежные для периодов в десятки миллионов лет кратковременные резкие понижения температуры при совпадении во времени многих вулканических извержений могли быть достаточной причиной для вымирания животных, не приспособленных к таким похолоданиям». Будыко имеет в виду, в частности, «динозавров и ряд других групп животных».

Колоссальное значение изменений климата, конечно, не подлежит сомнению, но многие ученые справедливо отмечают, что изменениями климата нельзя объяснить повсеместное вымирание тех или иных групп в определенные геологические эпохи. А. П. Павлов (1924, стр. 90) писал об этом вполне справедливо: «Конечно, климатические изменения имели большое влияние на судьбу органического населения какого-нибудь древнего континента или его части. Но ведь климаты Земли не изменялись внезапно и повсюду одинаково... В большинстве случаев животные и растения могли при ухудшении климата мигрировать в другие широты, как это имело место при надвигании плиоценовых и плейстоценовых ледяных покровов на страны северного полушария; и если в некоторых случаях это было невозможно, в известном районе могло иметь место вымирание, но оно должно было носить местный, а не повсеместный на Земле характер и не могло быть причиной

полного исчезновения какой-нибудь широко распространенной группы. Еще труднее применить это объяснение к вымиранию широко распространенных групп морских животных, на судьбы которых изменения рельефа поверхности суши едва ли могли оказывать фатальное влияние».

И. Вальтер (1927, стр. 335) отмечает, что климатические изменения атмосферы могут лишь в небольшой степени влиять на распределение тепла на морском дне, поэтому чрезвычайно трудно связать с ними вымирание морских фаун.

Прав, по нашему мнению, Э. Берри (1923, стр. 99), который, говоря о причинах вымирания животных, признает влияние изменений климата и других условий среды, но в то же время сомневается в том, что эти изменения, поскольку они совершались не внезапно, имели когда-либо значение первостепенных факторов.

Сведения, сообщаемые Р. Боуэном (1961) на основании масс-спектрометрических измерений палеотемператур по белемноидеям юры и мела, отнюдь не говорят за то, что вымирание животных на границе мела и кайнозоя было прямым следствием изменения климата в сторону общего похолодания. Анализ материала из юры и мела Средней Европы привел Боуэна к выводу, что субтропический климат в поздней юре сменился более дифференцированным климатом в меле. После относительно прохладного климата неокома в альбе наступил температурный климакс; затем последовало новое снижение температуры, достигшей минимума в сеноманских водах. Далее наступил новый температурный климакс в коньяке — сантоне. После в течение кампана происходило постепенное снижение температуры, а затем в маастрихте наступили стабильные прохладные условия. Мы воздержимся от приведения всех мезозойских температур, указанных Боуэном, и отметим лишь, что температура коньяка — сантона в Польше, по данным автора, была несколько выше температур кимериджа в Германии. Правда, Боуэн думает, что непрерывное снижение температуры после коньяка — сантона вполне могло ускорить или даже вызвать вымирание меловых динозавров как пойкилотермных животных, но такое утверждение не звучит убедительно. Ведь сам Боуэн указывает, что согласно его палеотемпературным данным в меле были два климатических максимума: первый в альбе, а второй в коньяке — сантоне. Значит, динозавры прекрасно выдержали похолодание в неокоме и сеномане; а температура в сеномане была, по Боуэну, значительно ниже, чем в кампане.

На основании анализа географического распространения наземных лиственных лесов Д. И. Аксельрод находит, что в течение мела и большей части третичного времени морозы совершенно отсутствовали на низменных пространствах не только низких, но и средних широт. Только после эоцена, как думает Аксельрод (1960), устанавливается тенденция к похолоданию и усыханию — в сторону развития более холодных и сухих климатов.

ГИПОТЕЗЫ ЭВСТАТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ УРОВНЯ ОКЕАНА

Американскому палеонтологу Н. Д. Ньюэллу принадлежит несколько ценных работ, в которых рассматриваются закономерности исторического развития и вымирания организмов (1956, 1959а, б, 1962, 1963, 1965, 1967). Ньюэлл в общем удачно, по нашему мнению, критикует взгляды многих исследователей на причины вымирания видов и особенно тех событий, которые обычно называются, на наш взгляд, не совсем правильно «массовыми вымираниями». С этой точки зрения, очень интересна его недавно опубликованная статья «Кризисы в истории жизни» (1963), где он вновь дает обзор, более полный, чем в предыдущих статьях, различных гипотез о причинах «массовых вымираний». Он относится скептически к чисто катастрофистским идеям климатических, орогенетических и космических факторов внезапного вымирания, решительно отвергает броккистскую концепцию «старения и смерти» филогенетических ветвей. Он предостерегает от увлечения гипотезами, которые видят в «массовых вымираниях» результаты пандемий, и некоторыми другими явно односторонними объяснениями подобных событий.

Критические соображения этого автора имеют несомненно большое значение в освещении проблемы вымирания, и мы приводим их в соответствующих местах нашей книги. Здесь, однако, мы займемся разбором взглядов самого Ньюэлла.

Отвергнув всевозможные существующие представления о причинах вымирания, особенно вымирания массового, Ньюэлл выдвигает свое объяснение, которое, как он отмечает, было принято благосклонно некоторыми исследователями.

До изложения его гипотезы мы вынуждены отметить, что, как мы стараемся показать это в других местах книги, представление о массовом вымирании есть явное преувеличение «повального» характера гибели видов. Во всяком случае палеобиология как история органического мира не дает нам ни одного примера действительно массового вымирания, внезапной экстерминации каких бы то ни было крупных таксонов, да и отдельных видов, если эти виды не были эндемиками или реликтами, занимавшими очень ограниченные ареалы. Но мы вполне согласны с теми исследователями, которые признают, что в определенных конкретных условиях совершалось очень быстрое, по сравнению с обычным, вымирание систематических групп, которые можно считать связанным с переворотами в развитии жизни, с переломными моментами в эволюции соответствующих животных или растений.

В начале своей статьи Ньюэлл (1963, стр. 76) поставил такой вопрос: «Как происходило то, что целые группы животных вымирания

рали одновременно? Палеонтологи возвращаются к прежнему ответу: это естественная катастрофа. Но катастрофы в их представлении не внезапны, а постепенны». В заключительной же части своей работы он (там же, стр. 91) ставит вопрос более конкретно: «Если массовые вымирания не были вызываемы изменениями в количестве атмосферного кислорода, болезнью, космической радиацией, отравлением микроэлементами, изменениями климата и мощными движениями земной коры, то где же искать удовлетворительной и поддающейся проверке гипотезы?» Гипотеза, к принятию которой склонился Ньюэлл, отправляется от несомненных фактов колебания уровня моря на протяжении геологического времени. По словам этого ученого, накопляются данные, указывающие на связь между многими зонами, которые характеризуются определенными комплексами ископаемых организмов, с одной стороны, и трансгрессиями и регрессиями морей — с другой. Диастрофизм или преобразование конфигурации океанических бассейнов, безусловно, могут вызвать изменения уровня морей. Имеются прямые указания на то, что дно Тихоокеанского бассейна испытывало длительное опускание по отношению к материкам, по крайней мере, с мелового периода. Об этом свидетельствует строение атоллов и подводных возвышенностей.

На протяжении огромного промежутка времени, в значительной мере охватывавшего палеозой и мезозой, в течение приблизительно 540 млн. лет, поверхность мировой суши возвышалась гораздо меньше, чем ныне. Для того чтобы обширные пространства суши покрылись морем, было бы достаточным относительно небольшое поднятие уровня океана. Спад океанических вод в несколько футов, по Ньюэллу, был бы достаточен для того, чтобы над уровнем моря поднялись столь же огромные пространства. В течение 600 млн. лет, по расчетам автора, должно было произойти не менее тридцати крупных и сотни относительно мелких осцилляций подобного рода. Такие события несомненно вызывали глубокие экологические нарушения среди сообществ, населявших прибрежные полосы и низменности. Эти пертурбации, по всей вероятности, в некоторой мере распространялись и на глубинные области суши, и далеко в сторону открытого моря. Дренирование материков вело к сильному сокращению или исчезновению внутренних морей, где именно и накоплялись осадки, сохранявшие большую часть палеонтологической летописи морского биоса. Многие организмы, приспособленные специально к эстуарным условиям, по Ньюэллу, вымирали, и их уже не оказывалось, когда море вновь трансгредировало на материки. Эволюционная диверсификация, по мнению этого ученого, происходила наиболее интенсивно во время максимума трансгрессии, когда возрастало число биотопов. В периоды же крупных отступлений моря усиливались процессы вымирания морских животных.

Колебания уровня моря в плейстоцене, которые вызывались увеличением и уменьшением ледникового покрова, не вели к значительному вымиранию в морских мелководных сообществах. Но тогда ситуация была совершенно иная, чем та, какая господствовала на протяжении большей части геологической истории. Некоторые довольно гипотетические соображения, которые нет надобности излагать и рассматривать в этой книге, приводят автора к выводу, что плейстоценовые осцилляции не вызывали обширных географических и значительных климатических изменений. И вот такие-то соображения автор считает удовлетворительной гипотезой о причинах «массового» вымирания органических форм. Он, однако, предвидит возражение, что для элиминации сообщества организмов в мировом масштабе необходимо полное уничтожение биотопа, где оно может развиваться. Однако, по его мнению, это может оказаться не обязательным. В жизни сообщества каждый вид, в него входящий, играет определенную роль. Поэтому любые изменения, включая сюда эволюцию и вымирание видов, а также вступление новых элементов будут влиять на организмы и вызывать волну приспособлений. Существование сообщества обычно зависит в первую очередь от сравнительно малочисленных «ключевых видов», стоящих низко в пирамиде сообщества. Явления сокращения или фрагментации некоторых основных биотопов, связанные с изменениями климата, могут привести к вымиранию «ключевых видов», например, растений, которыми питаются животные данного сообщества. Исчезновение таких форм может вызвать вымирание многих экологически зависимых видов. Вследствие такой взаимозависимости организмов волна вымирания, возникшая в сокращающемся прибрежном биотопе, могла бы распространиться и до более отдаленных биотопов внутри материка, и до вод открытого океана.

Такова, в общем, гипотеза массовых вымираний, выдвинутая Ньюэллом. В центре этой гипотезы — идея эвстатических изменений уровня моря, которые оказывают мощное воздействие во многих экологических зонах по всему земному шару. Моменты низкого положения этого уровня были, как он думает, временами массового вымирания и повышения давления естественного отбора в сублиторальной и неритовой областях. Так представляет себе Ньюэлл «механизм» гибели сублиторальных и неритовых организмов. Великие трансгрессии обусловливали широкое распространение морских климатов. Возрастала площадь болот и других низменных биотопов. Регрессии же вызывали расширение биотопов возвышенностей за счет низменностей, озер и болот. «Характерно,— отмечает Ньюэлл (1962, стр. 608),— что многие динозавры были обитателями обильно орошаемых низменностей. Сокращение этого биотопа к концу мела должно было быть, несомненно, вредным для таких форм».

Взгляды Ньюэлла представляют большой интерес с точки зрения проблемы вымирания. Отметим прежде всего, что он уделяет некоторое внимание и биотическому фактору. Его представления о «ключевых» видах и особом значении форм, стоящих в основании биоценотических пирамид, без сомнения, имеют значение для понимания причин вымирания. Однако тут же приходится заметить, что Ньюэлл выделяет лишь одну сторону взаимоотношений между организмами, для которой решающее значение имеют «ключевые» виды. А между тем для понимания причин вымирания чрезвычайно важны явления конкуренции и межвидовой борьбы. Нельзя согласиться с упрощенным подходом Ньюэлла к явлениям естественного отбора, который в его рассуждениях фигурирует лишь как фактор элиминации.

Мы уже сказали, что нам представляется, прежде всего, глубоко ошибочным мнение Ньюэлла об одновременном массовом вымирании фаун в определенные геологические моменты. Он настаивает на том, что «вымирание космополитических групп необъяснимо без суровых всесветных изменений среды, совершающихся быстрее, чем могут эволюировать организмы» (1962, стр. 603). То, что это совершалось десятки или сотни раз среди экологически различных организмов, не делает, по словам Ньюэлла, проблему менее головоломной. Он отвергает возможность того, что межвидовая конкуренция и болезни могли вести к массовому вымиранию. «Трудно представить себе,— говорит он (там же),— как эти биологические факторы сами по себе могли поражать одновременно организмы различных экологических зон на всей поверхности земного шара». Массовые вымирания, по мнению этого ученого, ставят перед нами специальную проблему, потому что они «пересекают и таксономические и экологические грани». Почему, например, многие группы рептилий и аммонитов, которые жили в широко разнообразных условиях среды, клонились к упадку одновременно и многочисленными семействами вымирали к концу триасового и мелового периодов? Итак, у Ньюэлла мы видим столь же незыблемую уверенность в реальности одновременных всесветных массовых вымираний организмов разнообразнейших экологических зон, как и у заправских катастрофистов. Идея таких событий — своего рода традиция, передаваемая от одного поколения ученых к другому на протяжении долгого периода развития палеонтологии и исторической геологии. Положение, повторенное сотни и тысячи раз, воспринимается как непреложный факт. А между тем сам Ньюэлл (1962, стр 600) как крупный палеонтолог, конечно, знаком с фактами, которые не укладываются в ходячую катастрофистскую концепцию; он, например, отмечает, что аммониты и динозавры в маастрихте уже не были столь разнообразны, как ранее, и что нет таких фактов, которые доказывали бы существование ихтиозавров и птерозавров до конца мелового периода. Тщатель-

ный анализ геохронологического распределения тех групп, которые внушали мысль о резких разрывах между пермью и триасом, а также между мелом и кайнозоем, показал бы ему, что таксоны, обычно включаемые в соответствующую «волну» массового великого вымирания, вымерли не одновременно или что, по крайней мере, до сих пор отсутствуют доказательства этой постулируемой многими одновременности.

Но все это — общая черта слабости всех неокатастрофистских концепций вымирания, в том числе и гипотезы Ньюэлла. Эта гипотеза, однако, страдает, еще одним большим, мы сказали бы даже роковым, для нее пороком: эвстатические и всякие иные колебания уровня моря никак не могут быть главным и ведущим фактором вымирания крупных групп органических форм. Эвстатическая теория вымирания — грубое упрощение, которое не может существенно помочь нам понять значение многосложных взаимоотношений в органическом мире.

В своих более новых статьях, посвященных вопросам вымирания организмов, Ньюэлл (1965, 1967) решительно защищает катастрофистское понимание вымирания фаунистических комплексов, хотя ему и не нравится самое слово «катастрофизм», которое, как он думает, предполагает какое-то стихийное бедствие и имеет эмоциональную окраску.

Ньюэлл думает, что массовые вымирания связаны преимущественно с моментами мощных регрессий, когда эпиконтинентальные моря отступали с материков. В действительности же, едва ли можно говорить о таком правиле, и недаром некоторые палеонтологи выдвигают противоположную гипотезу, согласно которой крупные отступания морей, наоборот, вели к интенсификации процесса эволюции, что представляется нам столь же бездоказательным. По В. Зимону (1958, стр. 811), скорость эволюции наземных животных повышается при регрессиях моря, что мы склонны считать необоснованным обобщением. Подобные абстрактные схемы не приближают нас к познанию истины: они, по нашему мнению, методологически несостоятельны и без надобности загромождают научную литературу материалом, лишь затрудняющим движение к познанию истины

Тем не менее некоторые ученые высказывали взгляды, более или менее созвучные идеям Ньюэлла. Так, исследователь палеозойских фораминифер А. Д. Миклухо-Маклай (1958, стр. 178) писал, что гибель фузулинид в Тетисе была вызвана «общим понижением морских вод в Мировом океане».

На решение проблемы факторов вымирания нельзя наткнуться случайно, как случайно можно вытянуть счастливый лотерейный билет. Поэтому прав Д. Л. Степанов (1959, стр 15), который говорит, что Ньюэлл, «по сути дела, остается в плену идей катастрофизма».

ИДЕЯ ЗАВИСИМОСТИ ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ ОТ ИЗМЕНЕНИЯ СОЛЕНОСТИ ОКЕАНИЧЕСКИХ ВОД

К. Бойрлен (1956), который, как мы уже отметили, верил в идею вымирания вследствие старения филогенетических ветвей, выдвинул довольно своеобразную гипотезу о причинах вымирания морских животных на границе перми и триаса. Вместе с Шиндевольфом и некоторыми другими исследователями он находил, что в этот геологический момент призошла быстрая, внезапная смена в составе фаун Мирового океана. Всех морских животных этот исследователь делит на эвригалинных и стеногалинных. Надо иметь в виду, что он употребляет эти термины в особом смысле, существенно отличном от узко физиологического и биогидрологического их понимания. Он придает им более широкое значение. Эвригалинными он называет типы организации, которые способны перестроиться от стеногалинного поведения к эвригалинному. К эвригалинным типам организации он относит пластинчатожаберных, брюхоногих, высших ракообразных, потому что они способны в соответствующих условиях дать начало формам, которые могут жить в воде с соленостью, отклоняющейся от нормальной. Этим типам организации он противопоставляет стеногалинные типы, которые такой способностью не обладают. Таковы, по Бойрлену, иглокожие, у которых имеется амбулакральная система, где происходит совершенно свободный водный обмен с наружной средой.

Бойрлен твердо уверен в том, что граница между пермью и триасом была критическим периодом и связана с фаунистическим разрывом, который был вызван какими-то событиями, развернувшимися в океане. Растительный мир суши не испытал тогда кризиса: решающий флористический разрыв был гораздо раньше, на границе палеофита и мезофита (эту разграничительную линию, как известно, проводят обычно между ранней и поздней пермью). Бойрлен подчеркивает, что фаунистический разрыв в морском биосе сказался далеко неодинаково на разных группах животных. Наименее пострадали эвригалинные таксоны. В этот критический период среди пластинчатожаберных моллюсков большую роль играли схизодонты, давшие начало унионацеям (пресноводному таксону, к которому принадлежат наяды), и митилацеи-миалины, от которых произошли антракозии и дреиссены. Схизодонты обнаружили наибольшую приспособляемость в этот критический период. Сильно пострадали чисто палеозойские таксоны — граптолиты, тентакулиты, трилобиты, гигантостранцеи, бластоидеи, которые достигли расцвета в более раннем палеозое, а до перми дожили в виде консервативных реликтовых форм. Здесь же, впрочем, Бойрлен признает, что некоторые крупные палеозойские таксоны совер-

шенно исчезли задолго до грани палеозоя и мезозоя (как, например, цистоидеи), а потому не могут быть привлечены для обоснования разрыва между пермью и триасом. Очень сильно пострадали, по Бойрлену (там же, стр. 91), многие стеногалинные таксоны: большинство их вымирает в перми, некоторые переживают «роковую грань», но сохраняются после палеозоя лишь в резко сокращенном числе и претерпевают «некоторое ограниченное реликтовое развитие». Иные, наконец, пострадав в критическую фазу, все же испытывают впоследствии «богатое, обновленное, мезозойско-кайнозойское развитие» (там же, стр. 89). Все это, по мнению Бойрлена, указывает на то, что критический фаунистический разрыв палеозоя и мезозоя был вызван колебаниями солености в океанической воде; этим-то и было вызвано вымирание стеногалинных типов организации. Различные таксоны подвергались тем более жестокому вымиранию, чем стойче была их стеногалинность и чем менее они были способны к физиологической перестройке. Вымирание в поздней перми привело к значительному обеднению морской фауны. В триасе относительно интенсивно эволюировали лишь эвригалинные группы: пластинчатожаберные, брюхоногие, высшие ракообразные, остракоды, из менее же резистентных групп прежде всего аммоноидеи, которые благодаря своему моллюсковому типу организации были более способны к перестройке в эвригалинном направлении, чем иглокожие с их свободным водным обменом в амбулакральной системе, а также, в меньшей степени, теребратулацеи. Бойрлен не может отрицать того, что основные стволы животного мира океанов, существовавшие и в перми, и в юре должны же были существовать и в триасе; но все же десятки миллионов лет триаса представляются ему сплошным лихолетьем в жизни важнейших групп морских животных в мировом масштабе. «Полное и всеобщее развитие особо стеногалинных типов, губок, кораллов, мшанок, иглокожих (эхинозой, пентакринацей), головоногих (белемноидей и сепиоидей), ринхонеллацей началось,— утверждает он (там же, стр. 91),— только в юре». Это сильно запоздалое начало полного развития морской жизни, а также характерный подбор групп, которыми началась еще в триасе предыстория развития, говорят, как думает Бойрлен, за то, что фаунистический разрыв был вызван именно сильными колебаниями солености. В юре восстановилось нормальное состояние солености, но это произошло не внезапно, а постепенно и медленно. В триасе же «новое, мезозойское развитие» морского биоса началось «лишь в ограниченном объеме в рамках относительно резистентных типов организации». Такова, в основном, даваемая Бойрленом интерпретация причин вымирания и развития морских организмов на границе перми и триаса.

Этот ученый, естественно, счел нужным высказаться и о возможных причинах столь существенных изменений солености Миро-

вого океана. Широко распространено представление о постепенном повышении солености морских вод с древнейших докембрийских времен, поскольку, как часто думают, основная масса растворенных солей накоплялась за счет разложения кристаллических пород. Пользуясь выкладками Ф. У. Кларка (1924) и Ф. Лотце (1936), несмотря на явно упрощенный характер расчетов, произведенных этими учеными, а также учитывая эксцессивную солевую седиментацию в критический период между пермью и триасом, вследствие которой океан лишился значительных масс солей, Бойрлен приходит к заключению, что в указанное время нормальная соленость в 35‰ уменьшилась не менее чем на 5‰, и опустилась до 29—30‰, а может быть, и до более низких пределов. Такое снижение солености было несомненно чувствительным по крайней мере для стеногалинных организмов, а таковые составляют большинство морского биоса. Таким образом, по Бойрлену, эколого-физиологические и историко-геологические данные говорят в пользу гипотезы, что фаунистический разрыв на переломе от палеозоя к мезозою был вызван значительными колебаниями в концентрации солей в морской воде. Следовательно, этот разрыв имел место лишь в жизни населения морей и совершенно не коснулся наземного биоса. Бойрлен, далее, признает, что так называемый фаунистический разрыв на грани мезозоя и кайнозоя — событие совершенно иного характера: на грани этих эр происходило внезапное угасание некоторых крупных групп, как аммоноидеи, белемноидеи, пахиодонты, но почти все остальные группы морских беспозвоночных животных, как кораллы, эхинозои, астерозои, брюхоногие, большинство двустворок, сепиоидеи и ракообразные, продолжали развиваться совершенно беспрепятственно. Кроме того, внезапно вымерли почти все наземные и морские рептилии и происходило эксплозивное развитие («взрывная эволюция») млекопитающих,— класса, который существовал и раньше, но занимал подчиненное положение в животном мире. «Тут перед нами,— говорит Бойрлен (там же, стр. 98),— явно гораздо более сложные взаимосвязи, которые должны быть проанализированы особо».

Итак, гипотеза Бойрлена представляет собой попытку объяснить вымирание лишь в отношении некоторых случаев из истории органического мира,— случаев, правда, достаточно внушительного значения: он пытается объяснить своей гипотезой резкие перемены в большей части биоса морей только на границе палеозоя и мезозоя.

Основная ошибка Бойрлена заключается, по нашему мнению, в том, что он, подобно Шиндевольфу и многим другим исследователям, считает доказанным катастрофический характер смены фаун на границе двух эр, между тем как в действительности наука не располагает данными, которые свидетельствовали бы о таком

совершенно внезапном вымирании одних и столь же внезапном появлении других групп животных. Далее, трудно представить себе, чтобы такой постепенный процесс, как небольшое изменение солености морей на протяжении миллионов и десятков миллионов лет (если такой процесс действительно происходит — он пока сугубо гипотетичен), вызвал внезапную гибель крупных таксонов широко распространенных форм. Надо думать, что за такие громадные отрезки времени представители этих таксонов могли приспособиться к изменениям солености, совершавшимся чрезвычайно медленно и во всяком случае не катастрофически.

ГИПОТЕЗЫ ВЫМИРАНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОЛИЧЕСТВА МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

Финский геолог М. Салми (1955) и вслед за ним американский ученый П. Э. Клауд высказали соображения относительно значения чрезмерного количества или, наоборот, недостатка микроэлементов в вымирании организмов. Этот фактор, без сомнения, должен быть изучен и учтен в поисках причин вымирания видов. По сообщению Салми, в одной из пещер в районе Ультима-Эсперанца (Южная Аргентина) различаются три слоя осадков, из которых нижний содержит остатки преимущественно уже вымерших животных, в частности, гигантского ленивца *Mylodon darwini* Listai (=*Neomylodon listai* Ameghino). Этот слой состоит, главным образом, из навоза, возраст которого, определенный радиоуглеродным способом, составляет несколько более десяти тысяч лет. Анализ пыльцы из экскрементов гигантского ленивца показал, что это животное обитало в безлесной степи. Химическое же исследование установило очень незначительное количество меди и кобальта. В Новой Зеландии и Австралии рогатый скот и особенно овцы сильно страдают от недостаточности этих элементов. Медь необходима как катализатор в реакциях, ведущих к образованию гемоглобина; для этого нужен и кобальт. Недостаток этих элементов вызывает анемию. Салми пришел к выводу, что нехватка меди и кобальта вызвала у гигантских ленивцев района Ультима-Эсперанца общее ослабление организма. Это могло вести к снижению жизнеспособности и способности защищаться против хищников. В результате этого животные медленно, но неуклонно приближались к своему окончательному вымиранию. Салми думает, что после ледникового периода возникли аридные условия, которые уменьшали растворимость важных для растений элементов. Растительность становилась скудной и качественно бедной. Потребление животными такой пищи вело к ослаблению и на-

рушениям жизненно важных функций организмов. Неуклюжие гигантские ленивцы искали убежища в пещерах и вскоре вымерли.

Исследования Салми представляют большой палеобиологический интерес и показывают, как пытливые ученые могут расширять сферу своих разысканий подчас в совершенно неожиданных и все-таки перспективных направлениях. Выводы Салми, однако, нуждаются в дальнейшей проверке на большом материале. Едва ли, впрочем, она может дать что-либо существенно новое для объяснения исчезновения широко распространенных групп жив тных и растений.

В применении к морскому биосу эта интересная гипотеза, по словам Ньюэлла (1963, стр. 89), зависит от сомнительного допущения, что в океанах было недостаточно меди и кобальта, или, наоборот, повышенная летальная концентрация металлических ионов. В последнем случае надо было бы еще дополнительно постулировать, что летальная концентрация распространялась повсеместно в Мировом океане быстрее, чем эти элементы могли извлекаться из воды организмами и химическими элиминирующими факторами. Ньюэлл допускает, что вредные элементы могли выбрасываться на поверхность Земли вследствие вулканических извержений. Нетрудно видеть, что эти соображения представляют собой некоторую конкретизацию интересной гипотезы А. П. Павлова (1924). Ньюэлл считает вероятным, что на протяжении геологического времени происходили значительные колебания количества микроэлементов на поверхности Земли. Но в то же время он находит невероятным, чтобы такие колебания могли вызывать изменения биоса в мировом масштабе.

ГИПОТЕЗЫ ВЫМИРАНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДЕЙСТВИЯ РАДИОАКТИВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЗЕМНОЙ КОРЫ

Классификация всех мыслимых катастрофических воздействий на органический мир была бы неполной, если бы мы не учли возможность влияния радиоактивных элементов на жизнь и развитие организмов. На эту возможность обратила внимание Е. А. Иванова (1955, 1958). По ее словам (1958, стр. 273), «начало более крупных изменений морской фауны, ведущих к преобразованию всего комплекса в целом, происходило, вопреки общераспространенному мнению, не в результате явления диастрофизма, трансгрессий и регрессий, **а предшествовала им**» (подчеркнуто автором. *Л. Д.*). Это связано, по ее мнению, с воздействием одних

и тех же сил на жизнь коры и населяющий ее органический мир. Объяснение этого явления, по мнению автора (там же, стр. 273), заключается в следующем. «Органический мир (организмы) является чрезвычайно чувствительным реагентом на всякие изменения среды, и он первый ощущает изменения, происходящие внутри земного шара. По современным воззрениям, ведущие глубинные процессы, определяющие развитие земного шара, связаны с миграцией радиоактивных элементов к поверхности Земли и различной их концентрацией... Процесс миграции радиоактивных элементов внутри земного шара, относительно незадолго до вызываемых им проявлений диастрофизма... мог улавливаться органическим миром, вызывая изменения процесса его эволюционного развития. Таким образом, если осадочные толщи образуются в результате движений земной коры, то на организмы действуют те же силы, которые вызывают эти движения, и организмы реагируют на это своими изменениями. Чем крупнее были внутренние процессы, происходившие в Земле, тем на большей территории они отражались в одновременном изменении развития органического мира. В отдельные моменты геологической истории Земли они могли улавливаться органическим миром на всем земном шаре, а диастрофические движения земной коры, происходившие в результате этих глубинных процессов, могли и не быть планетарными».

Таким образом, согласно этой гипотезе, всеобщие, универсальные, охватывающие весь земной шар преобразования органических форм могли совершаться вследствие восхождения к поверхности радиоактивных элементов. Автор скромно подчеркивает, что высказываемые им соображения — только гипотеза, но она позволяет нам объяснить просхождение явлений, которые без нее не поддаются объяснению; автору кажется, что эта гипотеза, и только она, делает понятным параллельное развитие, при котором «родственные группы организмов, обитавших приблизительно в одинаковых условиях, давали сходных потомков независимо друг от друга, только под влиянием одного и того же ведущего фактора среды для всех организмов» (там же, стр. 273).

Надо отметить, что Иванова не говорит ничего о том, как именно связано с этим фактором вымирание органических форм: имело ли тут место прямое истребление старых форм вследствие действия на них радиоактивных элементов или же решающая роль принадлежала появлению новых форм, призванных к жизни миграцией этих элементов и вытеснявших старые? Однако, по словам Ивановой (там же, стр. 273), «находит объяснение и общеизвестный факт пышного развития многих групп организмов **перед их вымиранием**» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*). Значит, это «пышное развитие» обреченных вызывалось именно миграцией радиоактивных элементов, хотя в гибели соответствующих форм были

повинны, быть может, новые виды, развившиеся вследствие распространения радиоактивных изотопов, направлявших эволюцию, очевидно, в сторону лучшего приспособления к среде.

Ф. М. Дысса. П. Г. Нестеренко, М. В. Стовас и А. З. Широков (1960) опубликовали статью «К вопросу о вымирании больших групп организмов», где в поисках решения этой проблемы они исходят из того, что выдвинутые до них гипотезы (изменения климата, орогенез, выделение ядовитых газов при вулканической деятельности, причины, заключающиеся во внутренней организации живых существ) не достаточны для объяснения вымирания больших групп организмов. Не отрицая значения подобных причин, авторы считают нужным высказать предположение о еще одной причине изменения состава органического мира. Эта причина — повышенная радиация. Некоторые исследователи отмечали наличие значительных количеств радия, урана и тория в лавах современных вулканов. Однако современный вулканизм весьма незначителен по сравнению с вулканизмом некоторых прошлых эпох геологической истории. Крупные лавовые излияния были приурочены, по словам авторов, к определенным фазам орогенеза и по времени совпадали с вымиранием определенных групп организмов. Некоторые меловые и третичные лигниты, залегающие в районах широкого распространения вулканического пепла, содержат значительные количества урана. Поражение популяций, вызванное ионизирующей радиацией, зависит и от дозы излучения, и от времени, в течение которого происходит облучение. Вредное действие облучения может аккумулироваться, вызывая тяжелые для организма последствия. Во время орогенеза незначительные, на первый взгляд, количества радиоактивных элементов, содержавшиеся в продуктах вулканических извержений, заражали атмосферу и гидросферу, предопределяя тем самым вымирание различных групп организмов.

Здесь идет речь о факторе, который, без сомнения, должен быть учтен при поисках причин вымирания органических форм, особенно же крупных групп организмов, в свое время имевших самое широкое распространение. По нашему мнению, все авторы, обращавшие внимание на эту возможность, тем самым оказывали немалую услугу науке, способствуя отысканию причин угасания вымерших органических форм и их групп. Жаль, однако, что эти авторы — даже те из них, которые являются компетентными специалистами-палеонтологами,— не задумывались в должной мере над причинами и условиями избирательного вымирания тех или иных групп, а без этого серьезное изучение факторов вымирания просто невозможно. В самом деле, почему такой сильно действующий фактор, как повышенная радиация, погубил динозавров и других типично мезозойских пресмыкающихся, но пощадил крокодилов, ящериц, змей, черепах? Почему эта радиация истре-

била аммонитов, но пощадила других головоногих, в том числе и тех, которые переживают свой расцвет в кайнозое и в настоящее время? Почему она, эта радиация, устранила зубастых птиц и сохранила беззубых, ныне представленных великим множеством и колоссальным разнообразием видов?

ГИПОТЕЗА «ВЕЛИКИХ ПРИЛИВОВ И ОТЛИВОВ»

Существует оригинальная космическая теория вымирания, предназначенная для объяснения исчезновения только динозавров, да и то не всех, а лишь тех форм этой группы, которые могли обитать у самого берега моря. Эта теория была выдвинута немецким ученым М. Вильфартом (1938, 1949). Вильфарт думает, что он нашел ключ к разрешению многих вопросов эволюции и вымирания динозавров. Это, по его словам,— «великие приливы и отливы», характерные для морей мезозойской эры и имевшие более значительную высоту и более продолжительный период, чем приливы и отливы в нынешних морях и океанах. Такие мощные приливы зависели, по Вильфарту, от того, что в мезозое, в частности, на протяжении всего мелового периода, Луна была гораздо ближе к Земле, чем теперь. По этой причине тогда существовали огромные приливо-отливные зоны, где и жили крупные пресмыкающиеся, обладавшие ногами настоящих наземных животных.

Однако гипотеза Вильфарта не подтверждается данными астрономии: экстраполяция современных астрономических данных показывает, что приливная сила в мезозое не могла быть настолько больше нынешней, чтобы вызывать «великие приливы», без которых невозможно существование широкой приливо-отливной зоны. Такие астрономические данные приводит в своей интересной работе «Приливы и динозавры» М. Г. Рюттен (1956). Этот ученый утверждает, что морские осадки мезозоя скорее указывают на то, что они накоплялись в бесприливных или бедных приливами мелководных морях. По Рюттену, переход от мезозойских условий к кайнозойским был постепенный: быстрого ослабления «великих приливов», которое постулируется Вильфартом, в действительности не было. Кроме того, против этой гипотезы свидетельствуют факты исторической геологии, а также анатомии скелетов предполагаемых обитателей области «великих приливов и отливов».

О завроподах А. Б. Хауэлл (1944, стр. 20) писал, что длинная шея едва ли давала им возможность дышать, когда они стояли глубоко в воде; этому, вероятно, препятствовало бы давление воды на туловище животного.

Предлагаемая Вильфартом реконструкция образа жизни паразауролофа, утконосого динозавра с длинным полым гребнем на

голове, признается некоторыми специалистами не только неудачной, но и фантастической (Давиташвили, 1961, стр. 298).

Но если бы даже гипотеза великих приливо-отливных зон была приемлемой, то этим решался бы, в лучшем случае, вопрос о возможных причинах вымирания лишь некоторых динозавров: ведь многие из динозавров не могли быть обитателями таких зон, например стегозавры и цератопсии. Более того, гипотеза Вильфарта абсолютно не приложима к вымиранию морских рептилий позднего мела, а также таких моллюсков, как аммониты и рудисты, и многих других животных, исчезнувших в позднем меле. Следовательно, гипотеза Вильфарта никак не может дать объяснение «великого мезозойского вымирания».

ГИПОТЕЗА МЕТЕОРИТОВ

Весьма любопытный случай в истории исканий причин вымирания представляет гипотеза М. У. Лаубенфелса (1956). Этот автор отвергает многие попытки объяснения вымирания как совершенно несостоятельные и выдвигает новую гипотезу, которая, по его мнению, наиболее удовлетворительна. Это — гипотеза кратковременного сильного жара, который мог быстро уничтожить всех динозавров. Так как этот горячий ураган поразил обитателей суши, то он вызвал гибель динозавров, птерозавров, даже плезиозавров, которые хоть и жили в воде, но дышали воздухом. Ринхоцефалы выжили на очень ограниченной площади; известно, что современная гаттерия проводит много времени в щелях и углублениях, которые могли служить укрытиями от сильного жара. Ящерицы и другие скваматы тоже умеют прятаться в щелях и трещинах, а змеи еще и в дуплах деревьев; во всех таких укрытиях они, по мысли Лаубенфелса, могли переждать горячее время.

Остается только поискать источника такого мгновенного сильного жара. Такое быстрое и сильное повышение температуры могло возникнуть вследствие удара о Землю крупного метеорита. По сведениям, сообщенным в русской печати, так называемый тунгусский метеорит при своем падении, согласно показаниям одного крестьянина, жившего в 80 *км* от точки падения, вызвал ослепительное освещение и очень сильный жар; очевидцу показалось, что на нем горит платье. В конце октября 1937 г. астероид «Гермес» проходил очень близко от Земли, и столкновение было, по мнению некоторых астрономов, вполне возможно. Поэтому было бы неудивительно, если бы выяснилось, что на всем протяжении от кембрия до наших дней было три или четыре коллизии планетезимального масштаба — одна на двести или триста миллионов лет (Лаубенфелс, 1956, стр. 211).

Нельзя, по мнению автора (там же, стр. 212), считать фантастичным предположение, что около 60 млн. лет назад наша планета подверглась сильному удару какого-то небольшого тела — планетезимали. В конце мелового периода, как думает Лаубенфелс, происходили именно такие события вымирания одних органических форм при выживании других, какие должны были бы совершиться в случае удара планетезимали или необычайно сильного дождя метеоритов.

Такова гипотеза, предложенная Лаубенфелсом. Она вызывает ряд возражений. Во-первых, избирательное истребление некоторых групп наземных животных при благополучном выживании остальных едва ли может быть объяснено таким катастрофическим событием, как удар планетезимали о Землю. Нельзя же всерьез думать, что этот трагический момент, длившийся, может быть, несколько секунд или несколько дней, но едва ли более, оказался фатальным для многих групп мезозойских наземных рептилий, остальные же скрылись в убежищах и благополучно пережили катастрофу. Птицы и млекопитающие, правда гомеотермны, но сильного жара, который мгновенно уничтожил множество рептилий, вероятно, было бы достаточно для уничтожения также и гомеотермных позвоночных. Во-вторых, почему могли выжить многочисленные наземные беспозвоночные — моллюски, членистоногие и другие? В-третьих, почему эти удары приходились именно на сушу, хотя она занимала меньшую часть земной поверхности? Ведь если бы удар попал в океан, то, возможно, этого было бы достаточно для того, чтобы вскипятить весь Мировой океан и сварить все его население. В-четвертых, не странно ли, что, если даже такая страшная катастрофа разразилась на суше, она не затронула мирное существование водных и в том числе мелководных организмов? В-пятых, что могло помешать такой катастрофе выжечь всю растительность суши, раз она могла сокрушить всю фауну крупных наземных позвоночных? Если удар планетезимали или дождя метеоритов обладал столь страшной силой, что погубил всех динозавров, плезиозавров и некоторых других рептилий повсеместно на всей суше, то трудно понять, как же это резкое всесветное повышение температуры не отразилось на других группах наземных животных, а также, впрочем, и на морских прибрежных и мелководных.

Гипотеза Лаубенфелса встречает еще одно совершенно непреодолимое для нее препятствие; факты истории жизни говорят о том, что вымирание различных видов и их групп было обычным явлением в развитии органического мира, явлением очень часто повторявшимся во все периоды и во все эпохи. Если бы мы хотели принять гипотезу Лаубенфелса, нам пришлось бы допустить чрезвычайно многократно повторявшиеся удары метеоритов и планетезималей о поверхность земного шара и, мало того, поверить

в то, что каждый такой сокрушительный удар оказывался роковым для одних групп, преимущественно из числа относительно низко организованных, будучи совершенно безвредным для других групп, обитавших в тех же биотопах, но лучше приспособленных к данной среде или более высокоорганизованных. Принятие таких предположений совершенно невозможно, а потому эта гипотеза полностью отпадает.

РАЗЛИЧНЫЕ «СВЕТОВЫЕ» ГИПОТЕЗЫ ВЫМИРАНИЯ

Своеобразную универсальную гипотезу вымирания предложил М. И. Голенкин (1927) в своей интересной книге «Победители в борьбе за существование». Книга эта посвящена анализу причин и условий завоевания Земли покрытосеменными растениями в середине мелового периода.

Подобно многим другим ученым, Голенкин не придает большого значения биоценотическим факторам вымирания и, в частности, идее вытеснения одних форм другими, более приспособленными и более совершенными. По его словам (там же, стр. 60), «покрытосеменные появляются неожиданно, вдруг». «Приходится поэтому признать,— говорит он далее,— что вытеснения не было, что покрытосеменные заняли (в середине мелового периода) как бы пустое место, которое мезофитическая растительность принуждена была уступить не под натиском покрытосеменных, а по каким-то другим причинам». Эту смену в растительном мире Голенкин объясняет тем, что мезофитическая наземная растительность была тенелюбивой и благоденствовала до тех пор, пока «климат был на всей Земле более влажный и, самое главное, не было на Земле яркого солнечного света» (там же, стр. 61), т. е. до середины мела, когда яркость света резко увеличилась, до поверхности Земли стали достигать неослабленные солнечные лучи, и создались условия, благоприятные для светолюбивых покрытосеменных растений. Вот что пишет по этому поводу Голенкин (там же, стр. 62): «Ясно, что для такого всеобщего изменения растительности, а следовательно, и количества солнечного света на поверхности Земли должна была иметь место какая-то общая причина... ботанические факторы о сколько-нибудь значительном изменении, во всяком случае о понижении температуры ничего не говорят. Они говорят об увеличении яркости света, о возможности солнечным лучам беспрепятственно доходить до поверхности Земли и об увеличении вследствие этого контрастов в сухости воздуха... Не надо забывать, что изменения охватили всю Землю и в одинаковом направлении. Поэтому скорее всего они лежали вне

Земли, которая, так сказать, претерпела эту катастрофу. Эти изменения наступили при этом необычайно быстро (в геологическом смысле), что не дало возможности типам, наилучше приспособленным к бывшим условиям, пройти через известный путь эволюции, измениться, но заставило их просто уступить свое место менее приспособленным к бывшим условиям и, вероятно, уже потому более гибким формам», т. е. покрытосеменным. По мнению этого автора, в истории Земли была только одна действительно глубокая революция на границе между ранним и средним мелом, и эта революция, приведшая к вымиранию мезофитической флоры, главным образом саговниковых, и расцвету покрытосеменных, имела «всеземное значение». На этом основании Голенкин склонен думать, что причина, вызвавшая эту революцию, была «внеземной». «Революционным» изменением флоры в середине мела Голенкин объясняет и «великое вымирание» мезозойской фауны в конце мела. «Для меня нет никакого сомнения,— говорит этот ученый (там же, стр. 72, 73),— что колоссальное изменение животного мира к концу мелового периода, возникновение новых типов и исчезновение старых являются отражением не ларамийской революции, имевшей следствием образование знаменитого кладбища мезозойских ящеров, но революции на границе нижнего и среднего мела, к удивлению, с геологической точки зрения, протекшей как бы в период покоя Земли». Здесь речь идет об одной из так называемых тектонических революций, о которых говорят многие геологи, причем тектоническая революция понимается, видимо, как катаклизм, внезапно уничтожающий множество животных. Эта неимоверно упрощенная концепция едва ли может иметь успех даже у тех геологов, которые тяготеют к неокатастрофизму.

Голенкин думает, что всю доступную нам историю Земли можно разделить на два периода; до появления покрытосеменных и после их появления. На границе этих периодов произошла, по его мнению, своеобразная катастрофа, не связанная ни с извержениями вулканов, ни с землетрясениями, но отразившаяся глубочайшим образом на дальнейшем существовании всех живых существ.

Выдвигались и другие «световые» гипотезы, пытающиеся объяснить вымирание «всеземными», универсальными причинами, действие которых охватывает якобы весь земной шар и все, или почти все, типы местообитаний.

Американский ученый Г. Маршалл (1928) выдвинул гипотезу, согласно которой вымирание животных в значительной мере зависит от недостатка ультрафиолетовой радиации. Автор думает, что великое мезозойское вымирание зависело от резкого усиления вулканической деятельности: вулканическая пыль задерживала ультрафиолетовые лучи, от чего страдали животные, среди которых должны были распространяться некоторые заболевания,

прежде всего рахит. Растения же от недостатка коротковолновых лучей страдают сравнительно мало, и потому в конце мезозоя растения не гибли по той причине, которая вызывала всемирное истребление животных. Колебания в ультрафиолетовой радиации могут зависеть также от солнечных пятен.

Одну из таких «световых» теорий предложил Ю. Вильзер (1931) в своей палеофизиологической монографии «Световые реакции в мире ископаемых животных». «В геологической истории,— говорит Вильзер (там же, стр. 1),— приходится устанавливать многократные изменения климата и связь могочисленных биологических явлений со сменой температур». Биологические результаты колебаний температуры (а следовательно, и длинноволновой солнечной энергии) рассматривались многими авторами. Но до сих пор, по мнению Вильзера, оставалось без внимания влияние одновременно происходивших изменений остальных частей спектра, особенно же — невидимого коротковолнового отрезка этого последнего; а изменения этих частей могут вызывать глубокие физиологические изменения в организмах. С фотобиологической точки зрения, всех животных, по Вильзеру, можно разделить на фотофильных, т. е. светолюбивых, «не боящихся света», и фотофобных, т. е. «боящихся света». К фотофильным относятся губки, кораллы, гидрозои, а также многие из плеченогих, пластинчатожаберных, брюхоногих, из позвоночных же — хрящевые рыбы, птицы и млекопитающие. К фотофобным принадлежат иглокожие, головоногие, а из позвоночных — костистые рыбы, амфибии и пресмыкающиеся. Вильзер думает, что в эволюционной истории фотофобов бывают особые критические моменты, когда во всех экологических областях происходят значительные физиологические, экологические и филетические изменения. Фотофилы же развиваются и распространяются без кризисов. Во времена «световых кризисов» могут исчезать целые группы.

По мнению Вильзера, изменения в коротковолновой солнечной радиации представляют собой, правда, не единственный, но исключительно важный, первенствующий фактор эволюции и вымирания, фактор универсальный, действующий и на водных, и на наземных животных.

Тезис о внезапном исчезновении обширных групп животных на всей поверхности Земли — одно из замечательных заблуждений, которые удерживаются в науке и тормозят ее развитие. Косность — великая сила в научном мышлении, с которой необходимо считаться. Если ложное положение повторяется в сотнях и тысячах разнобразных источников, оно нередко воспринимается нами как непререкаемая истина. Сколько раз повторялось, например, что «всесветное и практически одновременное исчезновение большинства рептилий, включая гигантских наземных травоядных и плотоядных динозавров, летающих птеродактилей

и крупных ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров, предшествовало эволюции и развитию из ствола млекопитающих великого разнообразия типов, занявших прежние ниши всех наземных рептилий, как китообразные заняли место морских типов пресмыкающихся, а место летающих рептилий заняли некоторые птицы». Эту цитату мы приводим из работы А. Г. Кларка (1953, стр. 300), который пускается в рассуждения о причинах этого воображаемого события.

Так как, во-первых, объяснение исчезновения доминантных рептилий и их быстрого замещения млекопитающими должно быть применимо одинаково ко всем материкам и ко всем океанам и, во-вторых, практически все современные рептилии (особенно же те, которые обладают тяжелыми известковыми скелетами или кожными пластинами, как черепахи и крокодилы) зависят от обильного солнечного света, тогда как для крупных ночных млекопитающих характерна независимость от солнечного света, представляется вероятным, что изменение в количестве или характере солнечной радиации, достигающей земной поверхности, вполне могло бы быть главным фактором исчезновения рептилий, ведущего к господству млекопитающих.

Далее автор ссылается на великую трансгрессию в течение мела, приведшую якобы к значительной изоляции материков, и отмечает, что климат тогда был, вероятно, теплым и однообразным. В конце же мелового периода, по-видимому, произошли великие поднятия земной коры и в северном, и южном полушариях. С этим процессом связана вулканическая деятельность на протяжении эоцена в области Скалистых гор, в Индостане, Вест-Индии и Южной Европе. Расширение площади суши означало увеличение атмосферной неорганической пыли, а также пыльцы и органической пыли с областей, обильно покрытых растительностью. Вулканическая деятельность тоже давала много атмосферной пыли, на что указывает знаменитое извержение Кракатаа 26—28 мая 1883 г. Тогда выброшенные вулканом тонкие частицы рассеялись по большей части земного шара и были замечены в Северной и Южной Америке, Европе, Азии, Южной Африке и Австралии. С увеличением поверхности суши и усилением перемежающейся вулканической деятельности освещенность поверхности Земли существенно изменялась. Широкое наступление моря на материковые пространства в течение мела, по-видимому, вызывало очищение атмосферы, создавая условия, особенно благоприятные для пресмыкающихся; увеличение же участков суши, в связи с вулканизмом, должно было делать условия не благоприятными для рептилий, в то же время способствуя быстрому увеличению численности и диверсификации млекопитающих.

Таким образом, Кларк сделал набросок еще одного варианта объяснения вымирания рептилий на границе мела и третичного

периода, объяснения, которое можно было бы назвать «световой» гипотезой вымирания. Нечего и говорить о том, что вся картина развития жизни тут чрезвычайно упрощена и схематизирована до крайности: рептилии, по Кларку, вымирают, «практически одновременно», все рептилии нуждаются в интенсивном солнечном свете и т. д. Взаимоотношения внутри биоса фактически полностью игнорируются.

В небольшой интересной статье В. И. Красовский и И. С. Шкловский (1957, стр. 197) ставят вопрос: «Могло ли Солнце, вместе с окружающими его планетами, двигаясь в Галактике, попадать в такие области межзвездного пространства, где плотность первичных космических лучей в десятки или даже в сотни раз больше, чем в настоящее время?» На этот вопрос они отвечают утвердительно. Не исключено, по словам авторов, что поток жесткого (например, рентгеновского) излучения от звезды и туманности на самых ранних фазах ее развития мог существенно превосходить поток жесткого излучения от Солнца. В такие эпохи на протяжении нескольких тысяч лет поток космического излучения на Земле будет превышать средний уровень в несколько десятков раз. Учитывая еще, что релятивистские частицы в расширяющейся туманности, остатки вспышки Сверхновой, при этом будут распределены весьма неравномерно, авторы заключают, что могут быть периоды, длящиеся сотни лет, когда поток первичных космических лучей на Земле будет в сотни раз больше современного.

Авторы думают, что это может повлечь за собой серьезные биологические и, прежде всего, генетические, последствия. «Известно,— говорят они (там же, стр. 198),— что эволюция живых существ на Земле определяется естественным отбором под влиянием разнообразных физических условий окружающей среды. Однако до настоящего времени никогда не учитывался такой важнейший фактор, как общий уровень жесткой радиации. Между тем в силу сказанного следует признать, что последний фактор на некоторых этапах эволюции мог иметь важное, если не решающее, значение». Дальнейшие рассуждения авторов касаются частоты мутирования: ее увеличение «против естественного уровня» даже в два раза может иметь серьезные генетические последствия. Чтобы у видов с коротким циклом размножения частота мутаций удвоилась, в ряде случаев, по словам авторов, «требуется увеличение интенсивности космической радиации в сотни и тысячи раз». Но «для долгоживущих форм удвоение частоты мутирования требует увеличение дозы облучения космической радиации всего лишь в 3—10 раз».

И непосредственно после этих слов следует заключение, которое, по мысли авторов (там же, стр. 198), должно иметь огромное значение для объяснения вымирания организмов: «Отсюда следует, что длительное, продолжающееся тысячи лет, воздействие в де-

сятки раз увеличенного уровня интенсивности космических лучей может повлечь за собой **катастрофические последствия** для всех сравнительно долгоживущих специализированных видов животных с ограниченной численностью популяции. Можно, например, высказать гипотезу, что так называемое **«великое вымирание» рептилий в конце мелового периода было обусловлено этой причиной»** (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

Подход авторов к решению проблемы вымирания по существу не отличается от воззрений Шиндевольфа, разбор которых мы дадим в следующей главе. Здесь отметим лишь одно весьма любопытное явление: к решению головоломно трудной проблемы вымирания исследователи, далекие от изучения событий геологической истории и от тех отраслей биологии, которые больше всего соприкасаются с соответствующим фактическим материалом, подходят с гораздо большей смелостью, чем специалисты, которые изучают данные о вымирании органических форм в своей повседневной деятельности. Объясняется это, по нашему мнению, тем, что когда имеешь дело с весьма ограниченным кругом сведений, а события кажутся совершенно простыми, то и объяснение их представляется очень легким делом. Отсюда целый поток гипотез вымирания, создаваемых исследователями, не располагающими познаниями ни в области эволюционной биологии, ни в области истории органического мира. В самом деле же события были бесконечно сложными. Не может быть речи о периоде «великого мезозойского вымирания» продолжительностью в тысячи или хотя бы десятки и сотни тысяч лет: даже по представлениям катастрофистов, или «анастрофистов», из числа геологов и палеонтологов это событие тянулось миллионы лет. Беспристрастный анализ фактов, который мы дадим в последующих частях этой книги, показывает, что в действительности это «великое вымирание» распадается на целую серию событий, происходивших в течение, по меньшей мере, десятков миллионов лет. Естественный отбор, о котором люди, незнакомые с современным эволюционным учением, могут думать, что он происходит под влиянием только физических условий среды, определяется в еще большей степени взаимоотношениями между организмами. Таким образом, воздействие интенсивной жесткой радиации, если оно и влияло на органический мир, должно было быть бесконечно более опосредствованным и совсем не катастрофическим ни для мелких, ни для крупных животных.

Э. Штехов (1954) — один из ученых, искавших объяснения вымирания животных в конце мелового периода. Он справедливо отклоняет гипотезы, которые усматривают причину этого события в «ухудшении климата». Причина, по его мысли, должна была поразить сразу и наземную фауну, и морскую. Он принимает во внимание, что переход от мезозоя к кайнозою не был временем резкого перелома в развитии мира растений. Следовательно,

предполагаемая общая причина предполагаемого массового вымирания должна была почему-то пощадить флоры тогдашней суши. В случае похолодания, рассуждает Штехов, аммониты могли переселиться в тропики, так же как и птерозавры.

Штехов сочувственно ссылается на Вильзера, который утверждал, что рептилии, головоногие и иглокожие весьма чувствительны к химически действующим ультрафиолетовым лучам, растения же почти не чувствительны к ним. В увеличении освещения Вильзер усматривал единственную причину «великого» вымирания в конце мела и менее интенсивных событий вымирания на грани триаса и юры, а также на рубеже юры и мела. Эта интенсификация радиации была, по Вильзеру, особенно роковой для аммонитов и большинства рептилий. Однако Вильзер не дал объяснения такого внезапного усиления света. Он, по словам Штехова, остановился на полдороге. В поисках ответа на этот вопрос Штехов обратил внимание на нынешнее состояние Венеры, Марса и Луны. Венера, говорит он, окружена густым облачным покровом, а потому поверхность планеты не видна. На ее поверхности царит, от полюса до полюса, однообразный жаркий влажный климат; это своего рода теплица. Марс почти лишен облаков, газовая оболочка его гораздо тоньше земной атмосферы, температура ниже, чем на Земле, и жизнь возможна разве лишь вдоль так называемых каналов. Луна представляет собой дальнейшую стадию развития планеты: нет ни атмосферы, ни облаков, а на неосвещенной стороне — холод мирового пространства.

В истории Земли должен был наступить момент, когда первоначально совершенно замкнутый облачный покров разорвался и до поверхности планеты впервые начали проникать солнечные лучи, особенно химически наиболее активные ультрафиолетовые лучи. Внезапно возникли резкие температурные различия между днем и ночью, летом и зимой. Это обусловило возникновение климатических зон, сильно между собой различающихся, колебаний в давлении воздуха и движении ветров. Этот момент истории Земли должен был быть, по Штехову, совершенно катастрофическим для животного мира, особенно же для групп с высокой восприимчивостью к световым раздражениям. Такими были, по Штехову, прежде всего пойкилотермные наземные позвоночные — рептилии, а из морских беспозвоночных фотофобные аммониты. Из рептилий уберечься от внезапных скачков температуры и чрезвычайно сильной солнечной радиации могли лишь мелкие формы, ящерицы и другие, уползшие в углубления в земле. Но динозаврам деваться было некуда, они гибли от сильной полуденной радиации и холода, ночного и сезонного. Разрыв облачного покрова вызвал громадные колебания температуры и сильную радиацию, чему эти крупные рептилии, при их несовершенном кровообращении, противостоять не могли. К таким условиям были в состоянии при-

способиться лишь высшие позвоночные с двойным кругом кровообращения и постоянной температурой — гомеотермные млекопитающие с шерстью и птицы с перьевым покровом. Разрыв сплошного облака в момент перехода от мела к кайнозою был главной причиной вымирания пойкилотермных рептилий и особенно светочувствительных головоногих — аммонитов: таким образом, в гипотезе Штехова выдвинутый Вильзером постулат светового раздражения сочетается с идеей первых внезапных скачков температуры. Аналогичные явления, в более слабой степени, имели место на грани триаса и юры, а также юры и мела.

Итак, гипотеза Штехова, близкая к гипотезе Вильзера, фактором вымирания считает, наряду с усилением радиации, также вызываемые разрывом облаков резкие скачки температуры. Штехов счел нужным, в отличие от Вильзера, коснуться вопроса об историческом развитии газовой оболочки, которая окутывает планету, затем разрывается и, наконец, может совершенно исчезнуть. Этот исторический подход Штехов, к сожалению, не применяет с должной последовательностью к изучению проблемы вымирания организмов. Его рассуждения о том, что мелкие пойкилотермные животные могли уползти, когда радиация катастрофически усилилась, в углубления и норы в почве или скалах, конечно, наивны. В хронологии событий истории органического мира, а тем более истории космоса, нельзя, разумеется, руководствоваться масштабами времени, применимыми к жизни особи. Но безнадежно неудачной гипотезу Штехова делает полное игнорирование основных фактов истории животного мира. Почему повышение радиации истребило аммонитов, но оставило в покое других головоногих, по-видимому, более высоко организованных? Почему почти исчезли белемниты, но продолжали жить и развиваться многие другие внутреннераковинные головоногие? Почему исчезли птерозавры, плезиозавры, мозазавры, но продолжали существовать такие группы рептилий, как крокодилы, змеи, ящерицы и черепахи? Почему, наконец, вымирание или истребление разных групп пойкилотермных позвоночных и многих беспозвоночных имело столь определенно выборочный характер: вымирали цельнокостные рыбы, но быстро эволюировали и распространялись костистые, вымирали одни группы двустворок, но выживали другие, вымирали одни группы насекомых, но выживали благополучно другие? И почему каждый раз выжившая крупная группа животных оказывалась более высоко организованной, чем вымершая?

В дальнейшем, мы, однако, надеемся показать, что общего одновременного процесса вымирания всех «типично мезозойских» животных на границе мела и кайнозоя не было,— эта идея опровергается фактами геологической истории и истории органического мира. И уже поэтому гипотеза Штехова оказывается построенной на весьма зыбком фундаменте.

ГИПОТЕЗА ШИНДЕВОЛЬФА ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ КОСМИЧЕСКОЙ РАДИАЦИИ

Мы считаем нужным особенно тщательно разобраться в воззрениях О. Шиндевольфа, которые этот влиятельный палеонтолог-эволюционист, отвергающий не только дарвинизм, но и все разновидности так называемого неодарвинизма, или синтетической теории, последовательно развивал в целом ряде своих произведений. Шиндевольф — один из виднейших палеонтологов-теоретиков нашего времени, автор многих широко известных трудов, в которых рассматриваются основные вопросы эволюции и закономерностей исторического развития органического мира. Его взгляды, по нашему мнению, заслуживают подробного разбора. Он решительно отвергает идею земных, теллурических причин вымирания на том основании, что ни одна из таких причин не могла действовать на всей поверхности Земли и в водной, и в наземной среде.

Еще в своем капитальном труде «Основные вопросы палеонтологии» (1950а) он развивал мысль, что вымирание широко распространенных форм, особенно космополитических, никак нельзя объяснить какими бы то ни было геологическими событиями, в частности тектоническими. Двоякодышащая рыба *Neoceratodus*, живущая ныне в двух реках Австралии, у восточного побережья Квинсленда, или гаттерия, обитающая на немногих маленьких островах к северу от Новой Зеландии, могут исчезнуть вследствие каких-либо локальных событий. Но это вовсе не значит, что такие локальные явления могли вызывать вымирание двоякодышащих рыб-цератодонтов и рептилий-ринхоцефалов: вымирание этих крупных групп произошло давно, в отдаленные геологические эпохи; оно не могло быть вызвано местными или региональными геологическими изменениями. Отвергнув идею вымирания вследствие внезапных местных катастроф, Шиндевольф писал (там же, стр. 374), что главным фактором вымирания являются «внутренние причины, лежащие в самих ветвях (филогенетических. — *Л. Д.*), от которых зависело угасание или дальнейшее существование» соответствующих групп. Шиндевольф был склонен думать, что эти причины надо искать в «старении зародышевого вещества, в упадке функции половых желез и плодовитости». «Подлинные причины дегенерации и вымирания, — писал он (там же, стр. 375), — лежат глубже и они оказывают влияние ранее, чем факторы среды... Они заключаются в конституции и наследственности организмов, односторонней специализации, убывании потенции развития и т. д.; они проявляются в какой-то определенный момент совершенно независимо от благоприятных или плохих условий жизни, от тектонических событий, трансгрессий или регрессий морей».

Признаками надвигавшегося вымирания Шиндевольф считал, например, так называемые «явления упадка» аммонитов; такой упадок он усматривал в развертывании и неправильном свертывании раковин у бакулитов, туррилитов, анцилоцерасов, гамулин, гетероцерасов, скафитов, ниппонитов и других меловых аммонитов.

Таким образом, решительно отвергнув все гипотезы о так называемых теллурических причинах вымирания, Шиндевольф предпочел им группу идей «внутренних» причин, включая сюда в достаточной мере мистические концепции, как концепция «старения и смерти видов» вследствие израсходования «эволютивной энергии» в процессе филогенеза. Однако, этот крупный исследователь, видимо, сознавал шаткость таких представлений. Во всяком случае, он искал каких-то других, более вероятных, объяснений вымирания, и с 1953 г. в целом ряде своих работ развивает теорию «космических факторов» вымирания. Уже в 1954 г. он публикует две статьи по этому вопросу. К нему он возвращается также в своих последующих работах (Шиндевольф, 1958, 1960, 1963).

В одной из этих статей от (1954а) развивает мысль, что в разрезе Соляного кряжа, несмотря на совершенно плавный переход от перми к триасу, между которыми нет никакого перерыва, фаунистическая граница между этими системами выражена чрезвычайно резко. Все верхнепермские виды и характерные для верхнего палеозоя роды исчезают на грани перми и нижнего триаса или лишь немного ниже ее. Выше нее сразу же появляется полностью обновленное фаунистическое сообщество. Такой якобы совершенно постепенный переход от пермских отложений к триасовым при резком изменении состава фаунистических остатков на границе двух систем убедил Шиндевольфа в том, что преобразование животного мира в этот момент произошло не в силу тектонических событий (их на территории Соляного кряжа тогда не было!), а по каким-то неземным, экстрателлурическим, причинам.

К чести этого исследователя надо сказать, что его перестали удовлетворять броккистские идеи, и он стал искать научное объяснение явлений вымирания. Ему, видимо, не приходила в голову мысль о возможности дарвинистского толкования факторов вымирания, как и факторов эволюции вообще. Внимание Шиндевольфа привлекли космические причины, которые в его глазах имели то преимущество, что могли действовать сразу на весь земной шар, истребляя одни формы и вызывая у других хромосомные мутации, ведущие к образованию новых таксонов. Полный разбор воззрений Шиндевольфа мы дадим после их изложения, но уже здесь считаем нужным подчеркнуть то, что мы склонны считать своеобразным методологическим приемом, своего рода saltus in demonstrando. Ведь если даже в Соляном кряже действительно имеется совершенно постепенный переход между толщами перми и

триаса, без всякого углового несогласия (этот тезис, очень интересный сам по себе, встречает некоторые возражения со стороны специалистов-геологов), то речь идет все-таки лишь об одном ограниченном участке земной коры. Если тектонические события стимулируют видообразование, то ученые могут резонно утверждать, что сообщаемые Шиндевольфом данные о непрерывном осадконакоплении в области Соляного кряжа на грани перми и триаса свидетельствуют, самое большое, лишь в пользу того, что на этом участке не происходило формирование новых таксонов в течение рассматриваемого отрезка времени. Новые формы и новые группы форм могли, однако, возникать на соседних участках морской среды, а затем беспрепятственно проникать в область Соляного кряжа. Таким образом, уже в этой части концепция Шиндевольфа не может считаться обоснованной. В отношении же факторов вымирания его гипотеза тоже неприемлема, что мы постараемся показать несколько дальше.

Свои взгляды на вымирание форм и его причины наиболее полно этот автор изложил в другой статье, появившейся в том же году (1954б). В этой статье Шиндевольф заявляет, что он, подобно Вильзеру и Штехову, считает лишь «космические причины» удовлетворяющими предварительным требованиям «всемирной и всеобщей активности», без чего не может быть принято ни одно объяснение происхождения великих фаунистических разрывов в развитии органического мира, в частности великого вымирания на границе мела и третичного периода. Эти разрывы, как он утверждает, были фаунистическими переменами мирового значения, они одновременно охватывали животный мир всех биотипов морей, суши и воздушного пространства. Поэтому, по его мнению, никак нельзя привлекать для объяснения подобных явлений лишь локально или регионально действующие факторы как тектонические события трансгрессии и регрессии морей — процессы, наиболее близкие геологическому мышлению. Кроме того, эти крупные геологические события, по Шиндевольфу, хронологически не совпадают с соответствующими фаунистическими преобразованиями. Изменения климатов, похолодание (включая сюда и оледенения) и потепление, в частности таяние ледников, способное вызывать уменьшение солености морей, тоже не имели универсального значения.

Эти соображения о значении геологических факторов в развитии животного мира заслуживают внимания. Однако тут же возникает недоуменный вопрос: почему же Шиндевольф ограничивает всю область возможных «теллурических» факторов лишь прямым и непосредственным воздействием крупных геологических процессов? Разве правильно при этом отбрасывать с порога всю массу постоянно совершающихся менее грандиозных экзогенных геологических процессов и решительно все биотические факторы?

Однако Шиндевольфа не удовлетворяют и гипотезы, выдвинутые Вильзером и Штеховым. Вопреки мнению Штехова, сезонные колебания температур нельзя считать впервые появившимися лишь в третичном периоде: они отмечаются, по меньшей мере, с позднего палеозоя. Причиной великих перемен в органическом мире нельзя считать колебания в ультрафиолетовой радиации, потому что сильная абсорбция атмосферой (и при наличии облачности, и без таковой) значительно ограничивала их возможное воздействие на органической мир. Таким образом, заключает Шиндевольф, ни одна из ранее выдвинутых гипотез вымирания не выдерживает критики.

Кроме широко известного великого вымирания в конце мела, такое же событие, по словам Шиндевольфа, произошло в конце перми. В обоих случаях отмечаются, по Шиндевольфу, массовая смерть и непосредственно за ней расцвет многих новых стволов животного мира. Оба эти явления связаны между собой (тут, конечно, имеется в виду не непосредственная причинная связь между ними, а их происхождение от одной и той же причины). Еще один великий фаунистический разрыв произошел на грани докембрия и кембрия. Но поскольку с этого времени начинается «ископаемая летопись», этот фаунистический скачок выражается лишь в появлении новых стволов; вымирание же более древних групп не может быть констатировано, потому что докембрийские животные были лишены твердых частей, способных сохраняться в ископаемом состоянии. Мимоходом заметим, что это утверждение не соответствует действительности. Наконец, был, как думает Шиндевольф, еще один очень резкий разрыв на границе кембрия и ордовика, выражающийся тоже во внезапном появлении новых классов и отрядов без вымирания ранее возникших стволов. Все эти разрывы, по автору, произошли, по всей вероятности, от одинаковых причин. В этом один из пунктов расхождения Шиндевольфа со Штеховом, по которому облачный покров Земли был впервые разорван лишь на границе мелового и третичного периодов. Аналогичными явлениями более ранних времен Штехов не интересовался, хотя он и говорил о значительно менее резких «предшественниках» этого великого события между триасом и юрой и между юрой и мелом. Принимая гипотезу Штехова, мы были бы вынуждены признать разрывы облачности и в предшествующие времена, начиная, по меньшей мере, от конца докембрия. А это, как замечает Шиндевольф, противоречило бы основному постулату Штехова, согласно которому разрыв сплошной облачности должен был совершиться в позднюю стадию развития нашей планеты, что Штехов пытается обосновать аналогией с другими небесными телами. Это критическое замечание Шиндевольфа, действительно, вскрывает одну из слабых сторон, которыми, надо признать, богата надуманная концепция Штехова.

По Шиндевольфу, нынешняя космическая радиация имеет совершенно подчиненное значение в качестве причины мутирования и эволюционных эффектов. Однако, судя по астрофизическим данным, на протяжении геологического времени должны были происходить значительные изменения в количестве космического излучения. Такие колебания должны были оказывать существенное влияние на живую природу — вызывать угасание одних форм и определять направление эволюционного развития других. При этом Шиндевольф имеет в виду не только прямое действие лучей, но и усиленное образование радиоактивных изотопов, которые проникали в тела организмов, влияя на вещество наследственности, содержавшееся в хромосомах. Любопытно, что здесь Шиндевольф, противник теории естественного отбора и всех ее разновидностей, говорит о значении мутации для эволюции крупных таксонов, «типов» организмов: ведь очень трудно представить себе видообразование, а тем более образование крупных таксонов через мутации без упорядочивающего действия естественного отбора. Тут ревностный приверженец эволюции высших таксонов путем «скачкообразного появления преадаптивных типов» без участия естественного отбора подошел вплотную к неодарвинистскому пониманию эволюции (Шиндевольф, 1936, стр. 101). Но это мы отмечаем лишь вскользь и мимоходом. Его идея вымирания органических форм через возникновение, под влиянием космических лучей, летальных и вообще неблагоприятных мутаций вполне совместима с эволюционной теорией этого ученого.

Вредные или летальные мутации накопляются больше всего у тех животных, которые очень поздно в индивидуальной жизни приступают к размножению, т. е. у крупных форм, как динозавры и птерозавры конца мелового периода. Как известно, именно гигантские формы вымирали в первую очередь. Исчезали, однако, не только такие животные. На грани мела и третичного периода исчезли целые отряды рептилий, которые содержали, наряду с гигантами, и гораздо менее крупные, менее специализированные формы. Другие отряды, как крокодилы, скваматы и черепахи, наоборот, благополучно пережили критическую грань.

Шиндевольф признает затруднение, встречаемое его гипотезой переворотов в животном мире, которое заключается в несовпадении этих переворотов во времени с переворотами в мире растений. Он старается как-то умалить значение этого противоречия. Он согласен признать, что большой рубеж в развитии наземных флор на границе «палеофита» и «мезофита» (ранняя пермь — поздняя пермь) не совпадает с рубежом в развитии фаун, соответствующим грани между пермью и триасом. Но он считает сомнительным переворот в наземной флоре, который обычно относят к середине мелового периода, т. е. к геологическому моменту, не ознаменовавшемуся каким-либо резким переворотом в истории животного

мира. Чем же оправдывает Шиндевольф свое сомнение? Лишь тем, что покрытосеменные появились не в середине мела (и даже не в конце раннего мела), а значительно раньше. Но на это мы могли бы ответить, что, поскольку речь идет о времени великого вымирания, о резких сменах в органическом мире, считаются не с первым появлением представителей данного класса, а с возрастанием их численности и их широким распространением. Ведь первые млекопитающие, как известно, появляются в геологической летописи не на границе мела и кайнозоя, а гораздо раньше: даже плацентарные ныне известны из меловых отложений, а более примитивные формы существовали в юре, а может быть, еще раньше. Между тем Шиндевольф без всяких колебаний относит великий разрыв в истории наземных позвоночных именно к границе между мелом и третичным периодом. Таким образом, этот довод Шиндевольфа не снимает этого затруднения — одной из слабых сторон его гипотезы. С целью выйти из трудного положения автор допускает, что основные группы наземных растений никогда не испытывали такого массового вымирания, как животные; фаунистические разрывы были якобы более резкими, чем флористические. Тут автор вынужден признать, что в животном мире отдельные стволы появлялись независимо от «великих фаунистических разрывов», и их возникновение могло быть вызываемо либо относительно слабыми изменениями космической радиации, либо даже совсем иными причинами. В решающие же моменты фаунистических разрывов растительный мир, быть может, совсем не реагировал на усиление космического излучения, как не реагировали на него некоторые группы наземных животных, например крокодилы или скваматы. Эти рассуждения Шиндевольфа, нам кажется, заслуживают самого пристального внимания. Они показывают, что увлеченный своей идеей, он с большой легкостью подыскивает объяснения для «исключений», т. е. крупнейших фактов, которые не укладываются в его гипотезу. При такой эластичности гипотеза, конечно, может быть спасена, хотя и с большими потерями, но, как мы скоро увидим, лишь не надолго.

Автор признает, что его гипотеза никоим образом не преодолевает всех трудностей. Вся проблема великих разрывов, или переворотов в органическом мире, по его словам, «чудовищно сложна». Поэтому свести ее к какой-то одной формуле можно лишь ценой грубого упрощения. Автор лишь хотел показать, что космическая радиация могла пускать в ход сложный механизм преобразований органического мира. Он утверждает, что его объяснение не есть теория катастроф; но катастрофы имели место, надо, следовательно, их объяснить.

Он дает таблицы, показывающие распределение различных групп животных от докембрия до силура, от перми до юры, а также от юры до антропогена.

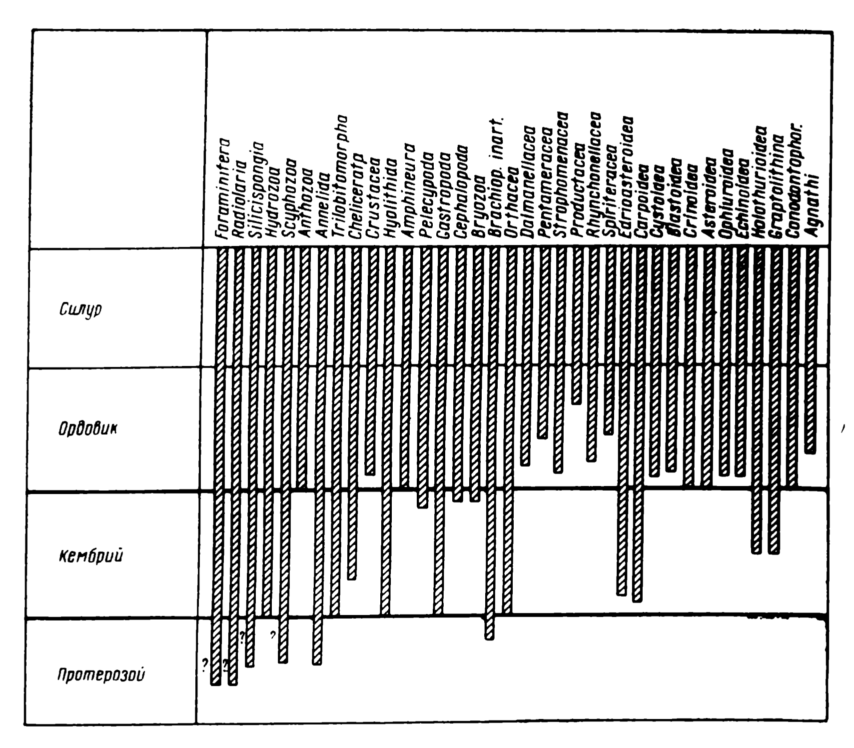


Рис. 1. «Великие фаунистические разрывы» между протерозоем и кембрием и между кембрием и ордовиком (по Шиндевольфу)

Эти схемы вычерчены так, что при поверхностном их просмотре может получиться представление о наличии резких разрывов там, где автор их предполагает. Более же тщательное изучение схем показывает, что такое впечатление не соответствует действительности. Так, даже сама схема протерозоя — силура, которая должна была бы продемонстрировать резкий переворот на грани протерозоя и кембрия, показывает, что из 36 избранных автором стволов животных 6 начинаются уже в протерозое; из 16 стволов, показанных им в кембрии, 13, правда, начинают с кембрия (и продолжаются в ордовике), но из них только 5 показаны с самого начала кембрия, 8 же возникают не на грани протерозоя и кембрия, а позже, в разные эпохи кембрийского периода (рис. 1). Такая картина, изображаемая самим Шиндевольфом, едва ли свидетельствует о резком перевороте между протерозоем и кембрием. Далее, если древнейшие из доныне найденных представителей, например гиолитов, указываются в нижнем кембрии, то это, конечно, еще не значит, что он найден в самых низах нижнего кембрия, на границе с протерозоем. Кроме того, даже относительно точная датировка ярусов нижнего кембрия есть явление, далеко не обычное в геологической практике.

Но это не все. Автор дает не все стволы, известные для данного отрезка геологического времени, а только «подбор» их. Из этого «подбора» исключена, например, очень крупная группа — археоциаты, которой теперь нередко приписывается ранг типа и которая, если бы Шиндевольф поместил ее в свою таблицу, дала бы резко выраженную картину вымирания внутри кембрия, так что при желании можно было бы говорить о крупнейшем разрыве еще в пределах кембрия, и тут опять потребовалась бы космическая катастрофа. Но еще существеннее другое; наука не располагает данными, которые позволяли бы утверждать, что группы, показанные автором, появившиеся в самом начале кембрия, получили распространение именно с начала кембрия, а не гораздо позже. Историк органической жизни должен всегда помнить о неполноте наших сведений относительно ископаемого мира организмов, никогда не упускать из виду этого внушительного memento. Вопрос о разграничении протерозоя и кембрия представляет особенно большие трудности и до сих пор является предметом споров между специалистами. Этого вопроса мы еще коснемся в одной из последующих глав. При таком положении вся-

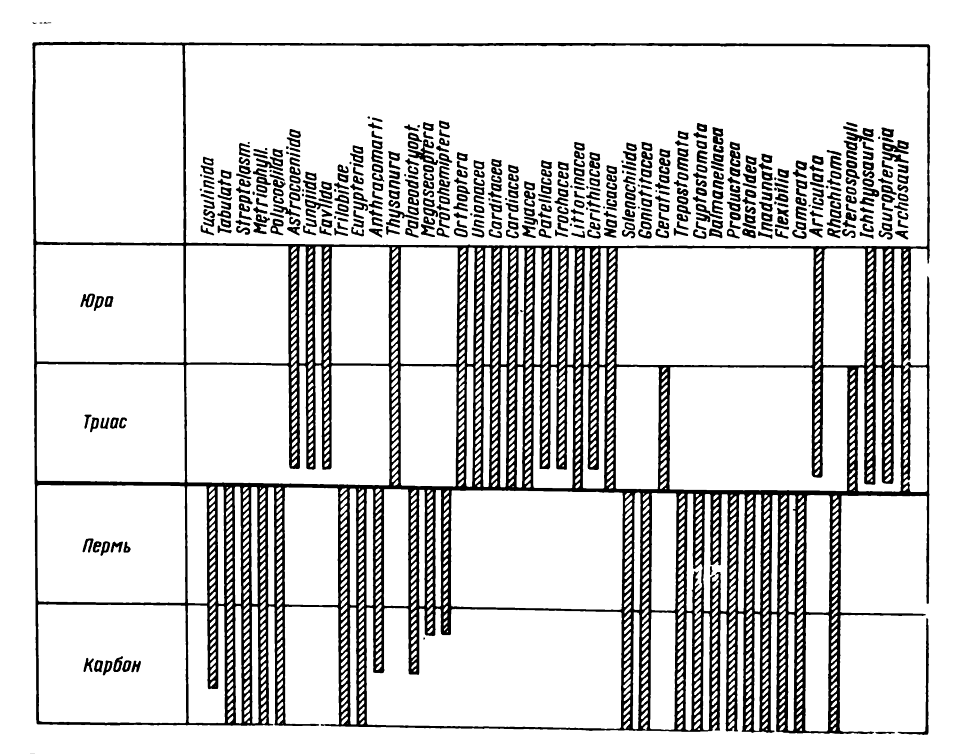


Рис. 2. «Великий фаунистический разрыв» на границе между пермью и триасом (по Шиндевольфу)

кая попытка указать резкий переворот в органическом мире на грани протерозоя и кембрия не может считаться имеющей серьезное научное значение. Кроме того, существуют, как известно, большие разногласия в понимании характеристики, а тем более объема, почти всех крупнейших таксонов раннепалеозойских беспозвоночных, например кораллов, мшанок, ракообразных; и, соответственно, первый момент засвидетельствования каждой группы в геологической летописи определяется по-разному.

Таким образом, датировки «первого появления» той или иной группы «на грани протерозоя и кембрия» имеют, деликатно выражаясь, сугубо условный характер; там, где нужна точность изложения, они должны сопровождаться многочисленными оговорками, которые, по правде сказать, делают их зачастую непригодными для поисков «разрыва» между эрами или более дробными единицами геологического времени.

Все только что сказанное о воображаемом разрыве между протерозоем и кембрием в значительной мере применимо и к другим «великим переворотам» Шиндевольфа.

Так, он проводит довольно резкую границу между фаунами перми и триаса (рис. 2). Например, табуляты у него укладываются целиком в палеозое и в триас не проникают. Между тем крупнейший знаток табулят Б. С. Соколов (1962, стр. 210) пишет: «За пределы палеозоя выходят очень редкие представители табулят, относящиеся только к отряду Favositida». Филогенетическая схема, на которую ссылается этот автор, показывает, что в мезозой переходят пять филогенетических ветвей табулят. А этого ведь достаточно, чтобы геохронологическое распределение табулят было бы непригодно для обоснования постулируемого Шиндевольфом «великого переворота». Этот автор не приводит в соответствующей таблице четырехлучевых кораллов. Некоторые новые данные побуждают исследователей признать, что отдельные формы этой, казалось бы, чисто палеозойской группы продолжали существовать и в триасе (Ильина, 1965). Это, по-видимому, еще не может считаться окончательно доказанным, но все же делает крайне сомнительным резкий разрыв в истории тетракораллов и гексакораллов на границе перми и триаса.

На той же таблице Шиндевольф указывает две группы амфибий: рахитомных и стереоспондильных. Первая из них исчезает к концу перми и в триас не заходит, а вторая появляется в начале триаса: хронологическое распределение кажется вполне четким и решительно благоприятным для идеи «великого разрыва». Однако, по новейшим данным, рахитомные продолжают существовать в раннем триасе (Конжукова, 1964), стереоспондильные же указываются не только в триасе, но и перми (Шишкин, 1964).

Таким образом, история амфибий не подтверждает положения Шиндевольфа о разрыве между фаунами перми и триаса, о пере-

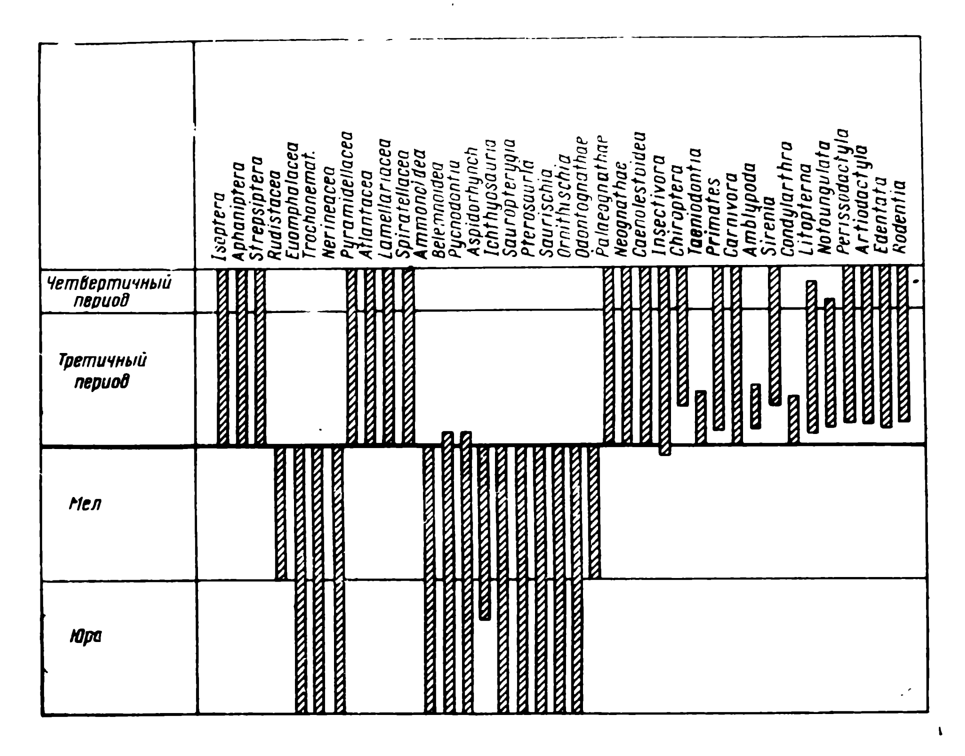


Рис. 3. «Великий фаунистический разрыв» на границе между мелом и третичной системой (по Шиндевольфу)

ороте, который якобы нельзя объяснить без гипотезы катастро-ического изменения космической радиации.

Не более убедителен даваемый этим автором «подбор» групп, история которых, по его мысли, доказывает наличие великого атастрофического переворота на границе мела и кайнозоя рис. 3). В «подборе» нет важнейших групп, геохронология кото-ых свидетельствует решительно против идей Шиндевольфа, на-ример, костных рыб и таких их подразделений, как Subholostei, Holostei и Teleostei. Однако об этих рыбах, так же как о разных руппах пресмыкающихся и млекопитающих, речь будет впере-и — в особых главах, где мы постараемся ответить на вопрос, ак можно объяснить вымирание групп широко распространен-ых животных, не прибегая к катастрофизму. Там, мы надеемся, ам удастся показать неправильность аргументации Шинде-ольфа и некоторых других авторов, выдвигавших гипотезы для бъяснения великих переворотов в органическом мире прошлых ремен. А здесь мы коснемся лишь той части соответствующей аблицы Шиндевольфа, которая затрагивает беспозвоночных.

Эти указания Шиндевольфа заслуживают особого внимания по-ому, что они имеют целью обосновать наличие якобы внезапно-о «переворота» на границе мезозоя и кайнозоя, «переворота»,

который слывет самой крупной пертурбацией в истории органического мира. На таблице, показывающей геохронологическое распространение животных от юры до четвертичного периода, первые места занимают у Шиндевольфа три отряда насекомых: Isoptera (термиты), Aphaniptera (блохи) и Strepsiptera (веерокрылые). Расшифрованная история этих трех отрядов начинается в кайнозое, в более древних отложениях их представители, действительно, не найдены. Но можно ли на этом основании утверждать, что все они возникли на границе мела и третичного периода, вследствие какого-то крупного катастрофического изменения космической радиации?

По данным О. М. Мартыновой (1962), отряд термитов состоит из пяти семейств, но, хотя некоторые роды указываются из эоцена, нет оснований думать, что какие-либо формы отряда были найдены в низах эоцена, а тем более в палеоцене. Д. Лорансьо (1953, стр. 462) пишет о термитах: «Установление общественной жизни у термитов датируется, вероятно, с верхней юры или мела. Отсутствие дотретичных ископаемых термитов, без сомнения, должно было зависеть от слабой представленности in vivo (в живом состоянии.— *Л. Д.*) или от этологических модальностей (жизнь в одиночку или ограниченными колониями)». Таким образом, изученная до настоящего времени геологическая летопись не может дать ответа на вопрос, когда появились древнейшие термиты. Ископаемые представители известны с эоцена, но, по мнению этого авторитетного специалиста, термиты должны были существовать еще в меле или даже поздней юре.

Древнейшие из найденных доныне блох известны из балтийского янтаря, т. е. во всяком случае из отложений моложе эоцена (Шаров, 1962). У нас, следовательно, нет оснований считать наличие этого отряда палеонтологически засвидетельствованным с начала третичного периода.

Единственное семейство отряда веерокрылых, Mengeidae, представлено одним видом в балтийском янтаре, т. е. в олигоцене. Едва ли можно всерьез утверждать, что такая находка свидетельствует о «великом фаунистическом перевороте» на границе между мелом и третичным периодом, и искать причин этого воображаемого события в какой-то космической катастрофе.

По вполне понятным причинам, геологическая летопись насекомых особенно несовершенна. Между прочим, отсутствие находок веерокрылых в более древних третичных пластах, а также в меле никак нельзя считать доказательством того, что этих насекомых ранее олигоцена вообще не было вовсе. Б. Б. Родендорф (1964, стр. 242) пишет: «Насекомые мела до сих пор остаются **наименее изученными**... По существу, **настоящая меловая инсектифауна остается неизвестной**, что представляет один из наиболее досадных пробелов палеонтологической летописи; формирова-

ние третичной и современной фаун является одной из важнейших проблем палеоэнтомологии, решение которой обусловлено изучением меловых насекомых, местонахождения которых до сих пор остаются неоткрытыми, хотя безусловно существуют — в последнем убеждает наличие многочисленных находок меловых растений различного возраста» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

Отсюда совершенно ясно, что три отряда насекомых, названные Шиндевольфом в таблице, которая, по его мысли, должна показать убедительную картину «великого фаунистического переворота», не могут помочь ему в этом.

Непосредственно рядом в той же таблице стоит отряд Rudistacea (Rudistae). Самые поздние формы этой группы указываются, действительно, в верхнем меле. Однако история рудистов не подтверждает идеи «великого переворота» на границе мела и третичного периода. Во-первых, от поздней юры до верхнего мела включительно различные формы рудистов сменялись неоднократно, и если бы вымирание отдельных родов происходило вследствие космических воздействий, то это указывало бы на многократные вмешательства космических сил в истории данной группы. А в таком случае одно «великое» вымирание сменилось бы серией более мелких. Во-вторых, к концу истории рудистов число форм этой группы сильно уменьшилось, да и ареалы отдельных форм резко сократились. Последние рудисты отмечаются в Каталонии в слоях, относимых к датскому ярусу (Дешазо, 1952, стр. 361). Следовательно, вымирание рудистов не носило характера единой грозной катастрофы, а представляло собой длительный процесс, в котороа можно различать многочисленные отдельные фазы. Значит, Шиндевольф мог бы не упоминать эту группу в своей таблице, которой он был намерен обосновать внезапное вымирание на грани мела и кайнозоя.

Еще более странным представляется привлечение с той же целью истории надсемейства брюхоногих моллюсков Euomphalacea. Прежде всего, установление филогенетических связей между отдельными таксонами этого надсемейства весьма затруднительно, и, по всей вероятности, сюда отнесены группы гетерогенного происхождения. Затем надо подчеркнуть, что отдельные таксоны (семейства, подсемейства и роды) существовали в различные отрезки времени в палеозое и мезозое. В геологической летописи исчезали одни таксоны и появлялись другие. Такая смена таксонов, многократно происходившая от ордовика до верхнего мела, конечно, не говорит в пользу постулата Шиндевольфа об однократной катастрофе, якобы вызванной резким изменением в космической радиации.

О том же свидетельствует геохронологическое распределение надсемейств Trochonematacea и Nerineacea, тоже привлекаемых Шиндевольфом для подтверждения его идеи. Достойна удивле-

ния такая попытка обосновать идею катастрофического вымирания историей надсемейств, отдельные семейства которых вымерли разновременно, так же как в пределах отдельных семейств — различные подсемейства и роды.

Столь же неудачна попытка привлечения для той же цели юрских и меловых аммоноидей. Общеизвестно, что различные группы этого надотряда исчезают из геологической летописи разновременно, причем число родов испытывало заметное сокращение в течение мелового периода. То же справедливо и в отношении белемноидей; впрочем, и сам Шиндевольф на рассматриваемой здесь таблице показывает белемноидей как продолжавших существовать в течение некоторого времени и в палеогене. Вопроса о вымирании некоторых групп головоногих мы коснемся в одной из последующих глав.

Таким образом, старания этого ученого подкрепить свою катастрофистскую идею данными из палеонтологии беспозвоночных оказываются безуспешными.

Выдвинутая Шиндевольфом гипотеза, которая должна была, по мысли автора, дать объяснение великим фаунистическим переворотам в истории органического мира, вызвала многие отклики со стороны известных ученых: Бойрлена, Ньюэлла, Зимона, Степанова и других. Бойрлен (1956, стр. 89) находит, что «хвататься за такие космические влияния — дело во всяком случае сомнительное, потому что при этом в основу теории кладутся элементы, не поддающиеся проверке адекватными методами». Ньюэлл (1956) находит, что пермская и триасовая системы, действительно, разделены резким изменением фауны. Шиндевольф объясняет этот перелом взрывом солнечной или космической радиации. Ньюэлл же считает эту гипотезу в высшей степени спекулятивной и исходящей из непроверенных предпосылок. Совершенно неправдоподобно, чтобы внезапно возникшие повышенные дозы космической или солнечной радиации могли вызвать те изменения в органическом мире, которые устанавливаются наукой. Интенсивность ультрафиолетовых или космических лучей, достаточная для того, чтобы быть летальной для наземных организмов обычной выносливости, как думает Ньюэлл, вероятно, не подействовала бы на обитателей вод, живущих на глубине хотя бы нескольких метров. Вода, по словам Ньюэлла, исключительно эффективный фильтр для лучистой энергии как коротковолновой, так и длинноволновой. Если бы гипотеза Шиндевольфа была правильна, этот «эволюционный эффект» сказался бы на наземных организмах несравненно сильнее, чем на водных. Любопытно, что то же по существу возражение выдвинул против гипотезы Шиндевольфа и Бойрлен (1956, стр. 90), который независимо от Ньюэлла и почти одновременно с ним писал о воздействии космических, экстрателлурических факторов следующее: «Будь то световые

реакции или воздействие на мутабильность через усиленные колебания космического излучения или через какие-либо иные экстрателлурические явления, такие воздействия должны были сказаться на наземной живой природе по меньшей мере столь же сильно, скорее даже гораздо сильнее, чем на органическом мире моря, который, живя в воде, все же несколько защищен от космических влияний».

Ньюэлл находит, что Шиндевольф преувеличивает полноту геологической летописи морских беспозвоночных, а кроме того, без достаточных оснований считает пермо-триасовое осадконакопление в Соляном кряже совершенно непрерывным. Поэтому палеонтологический разрыв между пермью и триасом на этом участке представляется Шиндевольфу катастрофическим, хотя сам Шиндевольф уклоняется от пользования таким термином. В основе представлений Шиндевольфа лежит, по Ньюэллу, идея катастрофического вымирания старых фаун и одновременного катастрофического же возникновения новых.

Зимон (1958, стр. 811), подобно Бойрлену, подчеркивает, что сам Шиндевольф назвал свою космическую гипотезу «шагом отчаяния». Зимон находит, что под воздействием «жесткого излучения» временно повышается скорость мутирования, но нет основания думать, что таким путем убыстряется эволюция. Однако Зимон, придерживающийся иного мнения о причинах вымирания и эволюции, критикует взгляды Шиндевольфа менее решительно, чем Бойрлен и Ньюэлл, находя, что некоторые положения Шиндевольфа нуждаются в более солидном обосновании.

В дальнейших работах Шиндевольф не приводит существенно новых данных для подтверждения своей гипотезы. Он только несколько увереннее настаивает на ее превосходстве над всеми другими объяснениями вымирания. В статье о древнейших органических мирах Шиндевольф (1960) подчеркивает, что указания на якобы найденных в докембрии представителей разных таксонов животных — губок, кораллов, медуз, членистоногих, плеченогих, иглокожих и других оказались ошибочными. Ныне, по словам Шиндевольфа, число форм, указываемых в докембрии, меньше, чем 50—60 лет назад. По мере изучения кембрийской фауны фаунистический разрыв между докембрием и кембрием углублялся и становился более резким. Шиндевольфу кажется, что это новое подтверждение его гипотезы. Но, во-первых, слабая изученность докембрийских организмов, связанная с неверными сведениями о находках ископаемых остатков животных, показывает, что при нынешнем уровне знаний этот материал лишь с большой осторожностью можно привлекать для подкрепления смелых идей о причинах переворотов в органическом мире, якобы зависящих от космических пертурбаций. Во-вторых, по нашему мнению, геохронологическая граница подошвы кембрия проводится до сих пор весьма

условно, и нигде в мире самое начало кембрия не устанавливается достаточно достоверно. Как только в стратиграфической серии докембрия и кембрия появляются в том или ином разрезе первые, хотя бы примитивнейшие и малочисленные виды «скелетных» беспозвоночных, мы сразу же относим соответствующие пласты к низам кембрия, а не к самым верхам докембрия, хотя второе представляется, вообще говоря, вполне возможным. Вопрос о предполагаемом фаунистическом «разрыве» между докембрием и кембрием мы рассматриваем более подробно в другом месте книги.

Итак, решать вопрос о зависимости фаунистических переворотов от изменения в «жесткой» космической радиации на основе сведений о докембрийской фауне весьма рискованно.

Мы уже отметили, что концепцию Шиндевольфа подверг критике Степанов (1959). Этот советский палеонтолог, известный не только специальными исследованиями, но и теоретическими работами в области палеобиологии и эволюционизма, в своей статье «Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней», действительно, уделяет много внимания разбору воззрений Шиндевольфа на взрывы космической радиации как на основную причину всесветных перерывов в развитии органического мира. Степанов называет Шиндевольфа «наиболее видным и последовательным выразителем идей неокатастрофизма в современной палеонтологии» (там же, стр. 11). Против такой формулировки Шиндевольфу, казалось бы, возразить нечего — она справедлива и в отношении сущности его воззрений, и в отношении особо заметного места, занимаемого им среди современных неокатастрофистов; ведь сам Шиндевольф писал, что «великие фаунистические разрывы» вызываются космическими катастрофами. Но Шиндевольфу (1963) кажется неправильной такая оценка его гипотезы, и его очередная работа по этому вопросу носит заглавие, явно отражающее реакцию автора на статью Степанова,— «Неокатастрофизм?». Шиндевольф находит, что хотя Степанов и называет кое-каких сторонников идеи «эпизодов резких преобразований» из советских ученых, но в действительности число таких ученых среди советских естествоиспытателей гораздо больше и что «основная мысль его гипотезы в последнее время в возрастающей мере подхватывалась русскими исследователями» (там же, стр. 431). Шиндевольф даже утверждает, что основное убеждение советских стратиграфов заключается в том, что существует естественное хронологическое расчленение геологической истории; а в этом он, очевидно, видит какую-то меру признания своей гипотезы космических взрывов и вызываемых ими переворотов в органическом мире. Поэтому он «несколько удивлен» тем, что Степанов отрицает поворотные пункты в развитии живых существ, представляющие собой реперы этого естественного расчленения геологической истории.

В целом эта работа Шиндевольфа является новой попыткой отстоять гипотезу «фаунистических разрывов», вызываемых космическими взрывами. Посмотрим, что нового в этом выступлении применительно к развитию и в особенности вымиранию органических форм.

Автор по-прежнему утверждает, что в истории органического мира отмечаются резкие разрывы, перевороты, выражавшиеся во внезапном вымирании одних групп и таком же появлении других. Это явление, по его мнению, не укладывается в понятие катастрофы, его лучше называть анастрофой.

Обращаясь к вымиранию на границе мела и кайнозоя, автор находит, что это событие часто рассматривается несколько односторонне как вымирание динозавров. Но вымирание динозавров представляет собой лишь частичный аспект всего, гораздо более обширного процесса вымирания и глубокого разрыва в составе фаун. Однако выводы о причинах этого фаунистического скачка могут быть сделаны (если такие выводы вообще возможны) лишь на основе общей картины этого события. Шиндевольф и в этой своей работе стремится показать, что все до сих пор выдвинутые гипотезы бессильны объяснить внезапное вымирание динозавров в конце позднего мела. Он повторяет свою аргументацию в пользу космической гипотезы, пожалуй, в более решительной форме, уже не ссылаясь на что-либо сходное с «шагом отчаяния». Он говорит о непосредственном воздействии ионизирующего излучения и о повышенной продукции радиоактивных изотопов, способных внедряться в живое органическое вещество и входить в состав молекул; они могли оказывать усиленное мутагенное влияние, осуществляемое в силу ионизирующего излучения и высвобождения электронов при превращении изотопов. В подтверждение этого положения он ссылается на исследования советских ученых Н. Д. Дубинина, В. И. Красовского и И. С. Шкловского, которые считают причиной катастрофических поворотных пунктов в развитии органического мира повышение космического излучения. Далее он ссылается на статью Ивановой (1955), а также на работу Дысса, Нестеренко, Стовас и Широкова (1960). Эти авторы высказывали мысли, действительно, довольно близкие к основной идее гипотезы Шиндевольфа. Мы уже рассмотрели эти попытки объяснения вымирания и убедились в их одностороннем, поверхностном характере. Статья Дысса и др. смущает самого Шиндевольфа тем, что в данном случае едва ли имеются «необходимые хронологические совпадения». Арктические базальты Туле, траппы Деккана, большие лавовые покровы Колумбии и Патагонии (эоценового или чаще миоценового возраста) геологически слишком юны для того, чтобы их можно было считать ответственными за фаунистический перелом на границе мела и кайнозоя. Соглашаясь с Шиндевольфом, заметим, что знание уста-

новленных наукой фактов хронологической последовательности в истории органического мира, действительно, является необходимым условием для плодотворных поисков причин вымирания.

Шиндевольф отводит некоторые новейшие попытки объяснения великих событий вымирания допущением каких-то резких, как взрыв, изменений физических или химических условий существования организмов, в частности гипотезу Ньюэлла о решающей роли эвстатических колебаний уровня моря. Он отвергает также попытку некоторых авторов объяснять фаунистический перелом на границе перми и триаса сильным уменьшением солености морских вод.

Шиндевольф категорически утверждает, что идея действия ионизирующей радиации дает самое вероятное объяснение фаунистических разрывов. В этом, по его словам, он еще более убедился после дальнейшего обдумывания проблемы и изучения литературы. При этом он не исходит из предвзятых катастрофистских убеждений: его понимание фаунистических переворотов и их причин вытекает, как он утверждает, из бесспорного фактического материала, достоверность которого не может вызывать сомнений. Фаунистические скачки в истории органического мира — относительно короткие периоды глубокой перестройки живой природы. Таким образом, заключает Шиндевольф, «неокатастрофизм» есть простое выражение фактов, а не мировоззрение или какое-то особое положение геологической философии.

С полной объективностью критикуя концепцию Шиндевольфа, Степанов (1959, стр. 15) вполне резонно ссылается на учение Дарвина, добавляя, однако, что нет надобности подробнее анализировать дарвиновскую концепцию вымирания, поскольку «это сделано в известной сводке Л. Ш. Давиташвили». Однако этого, как и следовало ожидать, оказалось недостаточно. Шиндевольф согласен со Степановым в том, что Дарвин объяснял вымирание как естественный процесс, но возражает своему советскому оппоненту, что, когда речь идет о фаунистических разрывах, мы имеем дело отнюдь не с «нормально» протекающим вымиранием отдельных видов и групп, как это происходит обычно во всем ходе развития жизни; своеобразие фаунистических разрывов заключается, по словам Шиндевольфа, в «массовой смерти» (простим маститому исследователю это явно двусмысленное выражение!) и хронологическом совпадении всеобщего угасания многочисленных стволов животных, обитавших в самых разнообразных биотопах. В наше время лучше отказаться от аргументирования на основе геологических и палеонтологических выкладок Дарвина. «За сто лет,— замечает Шиндевольф (там же, стр. 442),— мы все-таки прошли вперед на порядочное расстояние». Такой ответ представляется нам вполне естественным. В настоящее время для толкования причин вымирания организмов, в частности тех случаев, которые Шинде-

вольфу кажутся великими фаунистическими разрывами, недостаточно ссылаться на концепцию Дарвина; для этого надо рассмотреть проблему вымирания на основе всего колоссального необиологического, палеобиологического и геологического материала, накопленного после Дарвина. Если к тому же мы покажем, что дарвиновская концепция вымирания помогает нам в выяснении закономерностей этого процесса, его особенностей в различных условиях среды и в различные моменты геологической истории, то непреходящий характер этой концепции будет, действительно, доказан, что мы и постараемся сделать в нашей книге. Только после этого мы можем надеяться на то, что те из наших коллег, которые ныне увлечены теми или иными разновидностями катастрофистских объяснений, отнесутся серьезно к нашей критике их воззрений и защищаемому нами толкованию событий вымирания организмов.

Здесь мы сделаем одно общее замечание по поводу гипотезы Шиндевольфа. Она несовместима с современной геохронологией исторического развития органического мира: те резкие «сечения», фаунистические перевороты на границах смежных эр, о которых говорит Шиндевольф, в природе не имели места.

В развитии органического мира, действительно, совершались перевороты, но они не вызывались вмешательством каких-то внешних сил, катастрофами геологическими или космическими.

Шиндевольф, как известно, прибегнул к своей космической теории вымирания только в результате разочарования всеми иными принципиально приемлемыми для него объяснениями. По таким же побуждениям могли проявить интерес к этой теории и другие ученые, не нашедшие никакого иного правдоподобного толкования этого замечательного процесса. К числу таких исследователей можно отнести, например, Г. Линигера (1961), который предполагает, что исчезновение скорлупы динозавров при переходе от нижнемонтских отложений в Провансе к верхнемонтским указывает на действие каких-то экстрателлурических, внеземных факторов; таким фактором, по Линигеру, могла быть вспышка сверхновой звезды.

ГИПОТЕЗЫ «УДАРНЫХ» ФАКТОРОВ БИОТИЧЕСКОГО ХАРАКТЕРА

Здесь мы имеем в виду гипотезы, согласно которым вымирание представляет собой результат деятельности животных, растений или микроорганизмов. Мы должны оговориться: тут речь идет лишь о таких объяснениях вымирания, которые допускают внезапную гибель целых популяций, массовое уничтожение их. Только такие факторы мы можем признать «ударными», или ката-

строфическими. Если же вымирание вида мыслится как следствие вытеснения его через борьбу за существование с другими органическими формами, то такие представления не имеют ничего общего с катастрофистскими теоретическими построениями и принадлежат к области дарвинистского понимания эволюционных процессов. Так, например, американский палеоэнтомолог Ф. М. Карпентер (1953) писал, что крупные хищные насекомые отряда Protodonata, жившие в то время, когда еще не было или почти не было летающих позвоночных (в перми и начале мезозоя), могли представлять собой важный фактор истребления слабо защищенных покровными образованиями и плохо летающих насекомых Palaeodictyoptera и Megasecoptera. К началу юры Protodonata, однако, исчезают, и, по Карпентеру, это могло зависеть от распространения в то время птерозавров. Такое понимание вымирания, конечно, никак нельзя относить к числу катастрофистских концепций.

В статье о влиянии растений и среды на развитие животной жизни во время отложения слоев Карроо Э. П. Пламстед (1963) писала, что существенное изменение растительности в Южной Африке, вызванное значительным уменьшением атмосферных осадков, могло быть причиной вымирания некоторых медленно передвигавшихся животных со времени осадконакопления слоев верхнего Бофорта до конца эпохи Стромберга (триас). В таком освещении факторов вымирания тоже, конечно, нельзя усматривать элементы катастрофизма.

Кроме таких соображений о значении межвидовых отношений организмов для вымирания и выживания тех или иных форм, иногда высказываются идеи чисто катастрофистского характера. Так, Э. Спикер (1960, стр. 23), не найдя никакого возможного объяснения вымирания динозавров, высказал мысль, что такое «замечательное исчезновение» могло произойти вследствие эпидемического мора специфического действия. Он допускает, что некий вирус, действовавший только на крупных рептилий, мог поразительно быстро истребить динозавров, которые к тому же были в конце своей эволюционной истории довольно малочисленны. Вот тут перед нами уже вполне катастрофистская гипотеза. Спикер вполне прав, когда утверждает, что вымирание динозавров нельзя свести ни к одной из геологических «революций», в частности к всемирному горообразованию, ни к разительным, геологически мгновенным климатическим катастрофам. Между прочим, последняя крупная орогения, перед полным исчезновением динозавров, на территории штата Юта, где этот геолог вел свои исследования, произошла, по его словам, задолго до гибели последних динозавров (Спикер, 1946, 1956). Но всемирная всеистребляющая эпидемия, выбравшая жертвой якобы только динозавров, столь же невероятна, как и гипотеза орогенетической экстерминации.

Существуют также другие гипотезы вымирания, исходящие из идеи катастрофического всесветного изменения органических условий среды. Однако, вообще говоря, такие воззрения имеют гораздо менее широкое распространение, чем гипотезы абиотических катастроф. Кроме того, различные катастрофы биотического характера обычно мыслятся зависящими от абиотических катастроф.

Одна из важнейших катастрофистских гипотез, исходящих из событий, предполагаемых в биосе, была предложена недавно известным американским ученым М. Н. Брамлетом (1966), заслуженным профессором геологии Скриппсовского института океанографии в Калифорнии.

Свою гипотезу Брамлет предлагает в довольно осторожной форме, допуская, что она может оказаться неправильной. Но история науки показывает, что так поступают почти все серьезные исследователи, когда они впервые выдвигают какие-либо гипотетические построения.

Даваемое Брамлетом объяснение массовых вымираний в конце мезозойской эры сводится в основном к следующему. Автор справедливо отмечает несостоятельность ныне распространенных гипотез вымирания, в частности гипотезы Шиндевольфа, согласно которой массовое вымирание в конце мелового периода произошло в результате эксцессивной радиации, якобы вызванной каким-то исключительным космическим событием, а также гипотезы Ньюэлла, который пытался объяснить исчезновение многих групп животных изменениями уровня моря. Такие изменения, если бы они даже были, как справедливо замечает Брамлет, не должны были оказывать сильное влияние на планктонные популяции. Между тем, как утверждает Брамлет, в конце мезозоя совершился резкий перелом в планктонной жизни океанов; произошло массовое вымирание фитопланктона, которое вызвало столь же массовое вымирание групп, составлявших более высокие звенья пищевых цепей,— планктонных фораминифер, а также белемнитов и аммонитов. Всесветное вымирание крупных популяций известкового наннопланктона и планктонных фораминифер было, как утверждает Брамлет, совершенно внезапным. Исчезновение большинства фитопланктона вызвало гибель зависящих от него групп столь быстро, что этот процесс вымирания представляется в геологической летописи одновременным. Эта катастрофа произошла ранее датского века. Чем же была вызвана, по Брамлету, столь резкая убыль фитопланктона в конце мелового периода? Это событие он объясняет тем, что в те времена Земля переживала пору тектонического покоя — не было обычного количества орогенеза, поднятий, и, соответственно, эрозии, т. е. слабо действовали силы, поставляющие в океаны обломочный материал вместе с веществами, нужными для питания морских планктонных растений. Та-

ким образом, исчезновение важнейших морских групп животных в конце мела Брамлет объясняет критическим упадком фитопланктона, что в свою очередь было обусловлено спадом деятельности факторов эрозии.

Нетрудно, однако, видеть, что и эта «ударная» гипотеза вымирания должна быть признана слабо обоснованной. Во-первых, геологическая история отнюдь не говорит о резком ослаблении диастрофизма в один и тот же момент по всему земному шару, и нет оснований думать, что максимальная пенепленизация всех материков была именно к концу мелового периода. Во-вторых, мы не имеем решительно никаких оснований думать, что конец мезозоя был временем всеобщего упадка животной жизни мирового океана. Упадок испытали лишь отдельные группы животных, правда, группы, крупные и характерные для мезозоя; другие же группы продолжали существовать и испытывать восходящее развитие. Вымирали постепенно аммониты и едва ли не еще постепеннее белемниты, но популяции различных внутреннераковинных головоногих, двустворок, брюхоногих моллюсков, кораллов и многих других таксонов не только сохранялись, но, по-видимому, становились более обильными. Не было никакой общей депрессии в жизни морских животных, которая должна была бы произойти, если бы гипотеза Брамлета соответствовала действительности.

Предположение Брамлета есть попытка пустить в обращение новую «ударную» гипотезу вымирания, которая в отличие от большинства других исходит из состояния звеньев пищевых цепей. Наконец, само собой понятно, что эта гипотеза совершенно не затрагивает вопроса о вымирании наземных организмов.

ЭКЛЕКТИЧЕСКИЕ, ИЛИ «СМЕШАННЫЕ», ГИПОТЕЗЫ ВЫМИРАНИЯ

Существуют и такие гипотезы вымирания, где перемешаны элементы механицизма и витализма.

Рассмотрим в качестве примера то понимание причин вымирания, которого придерживается известный английский палеонтолог Т. Н. Джордж (1958). Этот ученый утверждает, что вымирание в течение перми кораллов Rugosa, большинства протремат и спириферацний (из плеченогих), архаических морских ежей, бластоидей и многих групп морских лилий, последних трилобитов, гониатитов и многих групп рыб было «прелюдией» к взрывной эволюции в мезозое групп, которые заняли место угасших морских животных. Вымирание в течение позднего мела таких групп, как аммониты, белемниты и рудисты, многих цельнокостных (голостейных) рыб, а также ихтиозавров, плезиозавров и ди-

нозавров Джордж называет опять-таки «прелюдией» по отношению к эволюционной радиации кайнозойских форм. Эти трансформации в органическом мире происходили во всемирном масштабе. Они, по словам Джорджа, были гораздо более мощными по своему действию, чем любые местные проявления горообразования или вулканизма. Джордж говорит, что нелегко найти убедительное объяснение этих событий. Он признает периодичность таких мировых процессов, но с большой осторожностью подходит к догадкам об их причинах. Всемирный характер таких трансформаций и трудность их параллелизации с достаточно крупными орогенетическими событиями, по словам Джорджа, могут означать то, что тут действовали скорее внутренние (а не наружные и не экологические) факторы, вызывавшие изменения скоростей эволюции. «Генетические влияния», вызывающие сильное ускорение скорости мутирования и, быть может, образование «крупных мутаций», приводили к генетическим пертурбациям (genetical upsets) и пониженной жизнеспособности групп и в то же время к новым генетическим комбинациям, которые могли служить материалом для естественного отбора. Так, по Джорджу, могли создаваться условия для аномально быстрого изменения форм. Такие факторы, признается автор, оказываются в некотором смысле внутренними, а ход эволюции до известной степени эндогенным, причем повышается быстрота катастрофического истребления. Таким образом, отвергая прямое истребляющее действие орогенеза, Джордж склоняется к тому, что если не орогенетические события, то какие-то «внутренние» силы вызывают резкое, катастрофическое ускорение эволюционных процессов и элиминацию групп с понизившейся жизнеспособностью. Поскольку автор не пытается объяснить причины такого резкого изменения генетических процессов, он, в сущности, уклоняется от выяснения факторов бурной эволюции и вымирания. Впрочем его симпатии оказываются на стороне загадочных «внутренних» сил.

Однако нет оснований считать этого исследователя сторонником идеи ортогенеза, согласно которой эволюционный процесс предопределен, детерминирован в зародышевой плазме, как понимал свой аристогенез Г. Ф. Осборн. Наоборот, Джордж (1962, стр. 39) называл идею аристогенеза «неприемлемо предетерминистской». Но от чего все-таки зависит ускорение мутирования? По мнению Джорджа, от среды и экологических факторов. Поскольку в событиях земного происхождения нельзя усмотреть причины огромных изменений в органическом мире, Шиндевольф под впечатлением кажущейся непрерывности нормальных геологических процессов в пермо-триасовые времена стал искать причин разительных перемен в космической радиации. Однако Джордж не видит оснований думать, что кризисы в истории органического мира были связаны с космической деятельностью или колебаниями

в солнечной радиации. По его словам, детали катастрофических изменений, различно проявившихся в фаунах морей и суши, должны быть объяснены более сложным взаимодействием факторов. чем повышение радиации. Джордж явно затрудняется подойти к решению проблемы вымирания на границе мезозоя и кайнозоя. И все-таки он не может представить себе, что великие перемены в органической жизни могли произойти без «толчка извне». Ссылаясь на Дж. Г. Симпсона, он говорит, что геологическим событием, которое пустило в ход механизм вымирания динозавров и восхождения млекопитающих, могло быть всего лишь какое-нибудь местное поднятие земной коры. Такое тектоническое движение могло бы фиксировать точный момент эволюционных событий, которые, впрочем, и без того совершились бы приблизительно в то же самое время. Действительно, рассуждает далее Джордж, сравнительно некрупные диастрофические изменения могли иметь значение существенного фактора в эволюции и вымирании наземных позвоночных. Он имеет в виду первостепенное значение перешейков, мостов между крупными массивами суши, например между Азией и Северной Америкой на месте Берингова пролива или между Северной и Южной Америкой в районе Панамского перешейка.

Но, скажем мы на это, в подобных случаях происходило не прямое истребление населения вследствие катастрофического движения коры, а изменение — и при том, по всей вероятности, не столь уж быстрое с точки зрения длительности жизни самых долговечных организмов — физико-географической картины, которое создавало решающие условия для эволюции и прохореза фаун и флор, способствуя быстрому вымиранию одних комплексов и радиации других.

Итак, Джордж подходит к проблеме вымирания весьма осторожно и по существу уклоняется от попытки дать общее объяснение исчезновению групп, некогда населявших обширнейшие пространства, а после совершенно исчезнувших с лица Земли.

Один из наглядных примеров концепций смешанного, эклектического характера представляет, нам кажется, то объяснение вымирания, которое дал французский палеонтолог К. Аранбур (1950). Ученый допускает действие, в той или иной мере, едва ли не всех факторов, о которых писали его предшественники, отмечая, однако, и некоторые слабые стороны соответствующих гипотез. Например, он говорит о гипотезе дегенерации или старения видов, приводя даже классические случаи «дегенерации»: развертывание раковины у аммонитов в меловом периоде, гипертрофию раковины у рудистов, гипертелическое развитие костных выступов у позвоночных и т. д. Но в дальнейшем, не настаивая на том, что сравнение жизни особи с жизнью таксонов содержит нечто мистическое, он допускает, что понятия молодости и старости группы организмов могут оказаться просто словесным выражением того

факта, что группы появляются, испытывают преобразования и исчезают. Гигантизм бесспорно влечет за собой дисгармонии функций и органов. Так, у завропод относительно маленьким остается головной мозг, который в своем филогенетическом развитии не поспевает за ростом тела. События массового исчезновения таксонов сопровождают морские регрессии и трансгрессии, т. е. совпадают с геодинамическими кризисами, периодически преобразующими лик Земли. Конкуренция, по Аранбуру, по-видимому, не играла такой значительной роли в экстерминации видов, какую ей хотели приписать дарвинисты. Но все-таки трудно допустить, что неблагоприятные изменения генофонда организмов вызывали их вымирание без «элиминирующего действия более сильных, более плодовитых или лучше приспособленных конкурентов» (там же, стр. 108). Быть может, основная мысль автора, выраженная им, однако, вскользь и довольно робко, заключается в его словах: «То, что великие фаунистические изменения столь точно налагаются на великие геодинамические события, не есть, я думаю, простое совпадение» (там же, стр. 108). В общем же Аранбур высказывается осторожно, не особенно возражая против каких-либо объяснений. Таким путем он, нам кажется, избежал многих грубых ошибок, но едва ли внес в освещение проблемы что-либо новое.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О МЕХАНИСТИЧЕСКИХ «УДАРНЫХ» ГИПОТЕЗАХ ВЫМИРАНИЯ

Мы рассмотрели многочисленные, но, разумеется, далеко не все гипотезы о причинах вымирания органических форм, которые, по нашему мнению, можно назвать «ударными». Для всех этих гипотез общим является то, что они исходят из тезиса об одновременности крупнейших событий вымирания, происходивших на земном шаре, отвергают явно идеалистические толкования причин таких событий и дают решительное предпочтение какому-либо одному катастрофическому фактору.

Несмотря на то, что сторонники почти каждой из таких гипотез придают особо важное значение одному из возможных факторов вымирания, например изменению климата (похолоданию или потеплению), изменению уровня океанов, горообразовательным движением земной коры, космической радиации, изменению солености Мирового океана, авторы таких «монодинамических» гипотез в той или иной мере признавали и некоторые другие причины, которые представлялись этим исследователям связанными с облюбованным им основным фактором. Так, например, тектони-

ческая гипотеза вымирания обычно связывалась с идеей изменения климата. Гипотезы, придающие первостепенное значение соотношениям газов в атмосфере, исходили из того, что вредные газы попадали в атмосферу вследствие деятельности вулканов, которая в свою очередь связана с диастрофизмом. Рассмотренная нами «газовая» гипотеза Шатца построена на идее определенных биогенных изменений состава атмосферы. Гипотезы, в основе которых лежит идея изменения космической радиации, допускают связь этих изменений с колебаниями средних температур на земной поверхности. Изменение количества пищевых материалов в Мировом океане ставилось в связь с орогенетическими событиями и изменениями рельефа суши. Таким образом, было бы трудно назвать какую-либо строго монодинамическую гипотезу вымирания организмов: каждая из них в большей или меньшей степени допускает участие, кроме основного, также и других факторов вымирания.

Другая общая особенность всех рассмотренных нами гипотез заключается в том, что ни одна из них не достаточна для объяснения исчезновения с лица Земли крупных групп органического мира. Каждая из этих гипотез, как мы могли убедиться, может в лучшем случае объяснить чисто локальное исчезновение популяций отдельных видов, а не экстерминацию таксонов высших порядков. Это бессилие всех упомянутых гипотез приводит нас к выводу, что авторы, их выдвигавшие, стояли на неправильном пути. Добавим, что неудачными должны оказаться и все другие гипотезы, исходящие из тех же самых главных предпосылок. Едва ли, однако, можно сомневаться в том, что пока не будет общепризнана принципиальная несостоятельность «ударных» механистических гипотез вымирания, новые подобные гипотезы будут непрестанно появляться, претендуя на решение, которое не удавалось всем их предшественникам.

И тем не менее, с нашей точки зрения, отнюдь нельзя с порога отбрасывать все такие гипотезы: каждую из них нужно изучать хотя бы уже потому, что она может содержать элементы, заслуживающие внимания при построении общей теории вымирания и во время изучения конкретного хода развития различных групп органического мира.

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ ВЫМИРАНИЯ В ТРУДАХ ДАРВИНА И КЛАССИКОВ ДАРВИНИЗМА

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Поскольку ходячие гипотезы о факторах вымирания, как мы показали в предыдущем разделе, оказываются бессильными дать причинное объяснение таким событиям в истории органического мира, возникает вопрос: как надо искать пути разрешения этой проблемы?

Причины вымирания — по преимуществу палеобиологическая проблема, потому что именно палеобиология изучает историю органического мира, а следовательно, и факты вымирания. Но могут сказать, что для решения этой проблемы нужно прослеживать все изменения в популяциях вида и изменения в биоценозе, в который входит данный вид. Возможно ли изучение таких тонкостей по ископаемым скелетам организмов, даже по фрагментам этих скелетов, которые никогда не дают полного представления о животных, которым они принадлежали, а тем более об онтогенезе этих организмов, наконец, о биоценозах и изменениях этих биоценозов как циклических, так и необратимых? И если на этот вопрос надо дать отрицательный ответ, то не лучше ли отказаться от попыток, заведомо обреченных на неудачу, да заняться более перспективными исследованиями? Однако надо иметь в виду, что изучение проблемы вымирания и его причин совершенно необходимо для разработки теории эволюции, а теория эволюции есть основная теоретическая база всей биологии; кроме того, выяснение причин исчезновения органических форм необходимо для освещения важнейших вопросов геологической истории Земли и геологического строения земной коры. Отказ от изучения проблемы вымирания означал бы капитуляцию перед трудностями, в преодолении которых заинтересованы и наука, и практика.

Однако существует такое биологическое учение, которое не пасует перед этими трудностями и показывает нам путь к успешному решению проблемы вымирания. При этом, конечно, имеется в виду не выяснение до мельчайших подробностей исторического развития всех некогда существовавших популяций каждого вида, а изучение более общих закономерностей истории видов и их групп, о которых нам дает представление палеобиология, если она пользуется решительно всеми доступными ей средствами выяснения жизни прошлых времен.

Это биологическое учение, по нашему глубочайшему убеждению, есть дарвинизм.

Но если мы возлагаем столь большие надежды на это учение, более того, верим в него, то представляется уместным и необходимым показать, каковы общие исходные положения дарвинистского понимания факторов вымирания.

Вот почему здесь мы дадим краткий обзор постановки проблемы вымирания и его причин в трудах Ч. Дарвина и некоторых его ближайших последователей-учеников. Неудивительно, что тут наше внимание привлекают прежде всего те классики дарвинизма, которые работали в области изучения органического мира прошлых геологических времен.

ДАРВИН О ПРИЧИНАХ И УСЛОВИЯХ ВЫМИРАНИЯ ВИДОВ

Явлениям вымирания Ч. Дарвин уделял большое внимание в различных своих произведениях, особенно же в «Происхождении видов». По нашему глубокому убеждению, Дарвин дал правильную постановку этой проблемы, наметив пути ее изучения. Более того, в его трудах содержится общее решение этой проблемы. Можно только удивляться тому, что подавляющее большинство биологов, палеонтологов и геологов нашего века как-то прошли мимо дарвиновской постановки проблемы вымирания. Вследствие этого во множестве работ о вымирании и его причинах (крайне неполный обзор и анализ этих работ даны в предыдущем разделе нашей книги) мы видим лишь различные степени отклонения от правильного пути к разрешению нашей проблемы. Многие из этих работ, как мы видели, содержат ценные элементы, которые надо использовать при изучении явлений исчезновения видов. Но трудно указать какое-либо исследование, которое можно было бы признать существенным шагом в развитии этой важной проблемы в целом: все рассмотренные нами решения «загадки» исчезновения широко распространенных таксонов органического мира оказались неудачными.

По Дарвину (1939, стр. 542), «вымирание старых форм и появление новых и усовершенствованных форм тесно связано одно с другим». «Вымирание и естественный отбор идут рука об руку» (стр. 393). «Виды и группы видов исчезают постепенно, один за другим, сначала в одном месте, затем в другом и, наконец, повсюду на Земле» (стр. 542; здесь и в следующих далее цитатах из Дарвина разрядка наша.— *Л. Д.*). В другом месте Дарвин подчеркивает, что «увеличение численности каждого существа постоянно задерживается незаметными враждебными факторами и что этих незаметных факторов вполне достаточно, чтобы обусловить редкость и в конце концов вымирание» (стр. 543, 544). «Редкость, как учит нас геология, есть предвестник вымирания» (стр. 349). «В более поздних третичных формациях мы во многих случаях видим, что редкость предшествует вымиранию» (стр. 544). «Теория естественного отбора

основывается на том положении, что каждая новая разновидность и в конце концов каждый новый вид возникает и держится благодаря тому, что он имеет некоторое преимущество над теми, с которыми ему приходится конкурировать; из этого почти неизбежно следует вымирание форм, менее благоприятствуемых» (стр. 544). «Измененные и усовершенствованные потомки какого-нибудь вида обыкновенно вызывают уничтожение родоначального вида, а если из какого-нибудь одного вида развилось несколько новых форм, тогда виды, к нему ближайшие, т. е. относящиеся к одному с ним роду, будут подвергаться истреблению в наибольшей степени. Именно таким образом, как я думаю, группа новых видов, происходящих от одного вида, т. е. новый род, может вытеснить прежний род, принадлежащий тому же семейству» (стр. 545).

Далее Дарвин отмечает, что вид, принадлежащий к одной группе, нередко захватывает место, занимавшееся видом другой группы; если от вторгшегося вида разовьются многие близкие формы, то «многие другие формы должны будут уступить им свое место» (стр. 545), и этими вытесняемыми формами будут обыкновенно формы, близкие одна к другой, «страдающие каким-нибудь общим унаследованным несовершенством». Однако «некоторые из форм «пострадавшей» группы часто сохраняются на продолжительное время благодаря тому, что они приспособились к каким-нибудь особенным условиям жизни или благодаря тому, что они заняли удаленную и изолированную область, где они избегли сильной конкуренции... Мы видим, следовательно, что окончательное вымирание какой-нибудь группы есть обычно более медленный процесс, чем ее образование» (стр. 545).

Впрочем, в некоторых случаях вымирание, по Дарвину, совершается не постепенно, а довольно быстро. «Если вследствие внезапной иммиграции или необычайно быстрого развития многие виды новой группы захватывали какую-нибудь область, многие из прежних видов должны были исчезнуть сравнительно быстро; при этом уступать свои места должны были формы, между собой близкие, имевшие какое-нибудь общее несовершенство» (стр. 545). Такое быстрое вымирание может зависеть от физико-географических изменений, например при прорыве перешейка и последовавшем затем вторжении в соседнее море множества новых обитателей, и от таких геологических процессов, как опускание морского дна.

Таким образом, по Дарвину, процесс вымирания одних форм неразрывно связан с развитием, путем естественного отбора, других форм. Сначала вид становится редким и лишь после этого вы-

мирает. Вид (как и группа видов) вымирает не сразу на всем ареале своего распространения; сначала он вымирает на части этого прежнего ареала, а затем ареал становится все меньше и в конце концов вид (или группа видов) совершенно исчезает. При появлении нового вида обычно в наибольшей степени страдают «материнский» вид и другие ближайшие к этому новому виду формы. Новый род может вытеснить раннее возникший род этого же самого семейства. Виды одной группы могут вытеснить виды другой группы, если первые имеют какое-нибудь преимущество перед вторыми. Полное вымирание старой и менее совершенной группы требует больше времени, чем ее образование, так как некоторые представители в общем вытесненной группы могут выживать в некоторых особо благоприятных для этого условиях. Иногда вследствие значительных и сравнительно быстрых изменений в органической и неорганической среде вымирание происходит довольно быстро.

Следует подчеркнуть, что, говоря о «враждебных» причинах или факторах, Дарвин имеет в виду отнюдь не только конкурентов и врагов (например, хищников или паразитов). Так, вымирание может быть вызвано, по Дарвину (стр. 349), климатическими колебаниями в течение года, может быть обусловлено различными процессами в неорганической среде и, в частности, как мы уже видели, изменениями в распределении суши и моря, а также опусканием морского дна. В своей книге «Прирученные животные и возделываемые растения» Дарвин (1951, стр. 559—573) указывает также, что изменения условий существования животных и растений иногда вызывают бесплодие; само собою понятно, что это может вести к вымиранию вида.

Таково вкратце дарвиновское понимание причин и закономерностей вымирания организмов.

В своей книге «Происхождение видов» Дарвин (1939, стр. 543) справедливо говорит: «Вымирание видов без всякого основания казалось облеченным тайной». Люди искали каких-то особенных, необыкновенных причин вымирания. Дарвин же показал, что явления вымирания хорошо согласуются с его теорией. «Нам нечего изумляться вымиранию,— замечает он (там же, стр. 545),— если и есть чему изумляться, то это нашей самонадеянности, позволяющей нам вообразить хотя бы на минуту, что мы понимаем всю ту совокупность сложных условий, от которых зависит существование каждого вида. Если мы забудем хоть на минуту, что каждый вид стремится безгранично размножаться и что всегда существуют причины, этому препятствующие, хотя мы и редко замечаем их, то вся экономия природы сделается нам непонятной. Только тогда, когда мы в состоянии точно указать, почему какой-то вид более богат особями, чем другой, почему этот, а не другой какой-нибудь вид, может быть натурализован в данной стране,—

только тогда, и не раньше, мы в праве удивляться тому, что не понимаем причины вымирания какого-нибудь отдельного вида или группы видов».

Надо сказать, что некоторые основные положения этого понимания проблемы вымирания были высказаны Дарвином с замечательной ясностью и меткостью еще в 1845 г. в его «Дневнике изысканий» (Дарвин, 1935). Вопросу о вымирании он посвятил несколько страниц восьмой главы этой книги. «Итак,— говорит он там (стр. 153, 154),— если (а это весьма вероятно) вымиранию каждого вида предшествует редкая его встречаемость, если действительно существует предел слишком быстрому размножению любого вида, даже наиболее благоприятствуемого, предел существования которого мы должны допустить, хотя и не в состоянии сказать, как и когда он осуществляется, если мы видим без малейшего удивления, не умея, впрочем, указать настоящие тому причины, что в данной местности один вид попадается во множестве, тогда как другой, близкий к первому, встречается редко, то нечего так сильно удивляться тому, что вид поредел еще на одну ступень, подвигаясь к своему окончательному вымиранию. Процесс, совершающийся повсюду вокруг нас, хотя и мало заметный, может, без сомнения, несколько расшириться, не привлекая нашего внимания. Кто изумится, услышав, что *Megalonyx* встречался в прежние времена реже, чем *Megatherium*, или что какая-нибудь из ископаемых обезьян малочисленнее какой-нибудь из ныне живущих? Однако же в этой сравнительной редкости ясно обнаруживается действие обстоятельств, менее благоприятствовавших их существованию. Допускать, что вымиранию вида всегда предшествует его поредение, не удивляясь тому, что один вид встречается редко по сравнению с другими, и все-таки прибегать для объяснения этого к какому-то чрезвычайному деятелю и чувствовать изумление, когда вид перестает существовать, мне кажется, то же, что допускать, что болезнь данного лица предвещает его смерть, нисколько не удивляясь самой болезни, а между тем, когда больной умрет, начать недоумевать и предполагать, что он умер от насилия».

ПРОБЛЕМА ВЫМИРАНИЯ В ТРУДАХ КОВАЛЕВСКОГО

Во всех своих классических трудах В. О. Ковалевский проводит дарвинистскую идею развития и вымирания органических форм вследствие естественного отбора. Такое понимание причин вымирания обнаруживается чуть ли не на каждой странице любой палеонтологической работы Ковалевского. Оно подкрепляется преимущественно фактами из истории млекопитающих, особенно

копытных. Примитивные формы копытных, не претерпевшие редукции скелета конечностей, вымирали в значительной мере потому, что они не выдерживали конкуренции со стороны лучше приспособленных своих родичей, у которых скелет конечностей специализировался, усовершенствовался в соответствии с нуждами травоядного копытного животного, переселившегося из лесов на открытые пространства, покрытые травянистой растительностью. Ноги копытных открытых пространств приспособлялись к быстрому передвижению. Зубная же система совершенствовалась в направлении способности пережевывания жесткой травянистой пищи. Вот что писал Ковалевский (1875, стр. 27) относительно борьбы за существование среди парнопалых копытных: «Под влиянием этой борьбы и связанной с нею утилизацией всякого преимущества в организации, представляемого одними типами в сравнении с другими, **некоторые из них вымирали**, тогда как другие все более отклонялись в известном выгодном для типа направлении и мало-помалу становились господствующими» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

К проблеме вымирания имеет прямое отношение разработанное Ковалевским учение об инадаптивной и адаптивной эволюции. Здесь, конечно, не место для подробного изложения и разбора этого учения, которое теперь обычно рассматривается даже в учебниках палеонтологии. Мы затрагивали его в разных своих работах (Давиташвили, 1951). Но считаем все же нужным в немногих словах выразить суть этого учения, которое мы назвали законом Ковалевского. Закон инадаптивной и адаптивной эволюции касается развития двух или нескольких филогенетических ветвей одной естественной группы, при котором у представителей всех этих ветвей те или иные органы (конечности, зубы и т. д.) приспособляются к выполнению определенных функций в определенных условиях среды. При этом нередко наблюдается, что одна (или несколько) из таких ветвей (инадаптивная или инадаптивные) развивается довольно быстро, а другая (адаптивная) ветвь вначале сравнительно медленно. Поскольку во всех случаях происходит адаптация животных к жизни в определенных условиях среды, термины «адаптивный» и «инадаптивный», как их употребляет Ковалевский применительно к случаям, подчиненным закону инадаптивной и адаптивной эволюции, нельзя не признать неудобными. Но мы считаем предпочтительным пока сохранить термины Ковалевского, которые не могут создавать особые затруднения для понимания соответствующих явлений эволюции. Иногда бывает так, что у одной ветви, адаптивной, в самом же начале ее филогенеза строение важных органов испытывает более или менее существенное отклонение от исходного строения этих органов, создающее явно благоприятные перспективы дальнейшего совершенствования применительно к данным условиям среды. Такие значительные от-

клонения, однако, относительно редки и наблюдаются у сравнительно немногих форм. Большинство же форм данной исходной группы (принадлежащих к ветви или ветвям инадаптивного характера) не испытывало радикальных изменений ни в начале филогенеза, ни позже: путем довольно поверхностных, малозначительных изменений у таких форм вырабатывались по существу те же приспособления, что и у адаптивных, но без больших перестроек организации. Такие изменения, очень незаметные и все же целесообразные, характерны для инадаптивной ветви данного крупного таксона, которая, выражаясь языков Ковалевского, не попала «на новую дорогу» и, развиваясь далее без радикального изменения структуры животного, могла эволюировать сравнительно быстро. Но когда в эволюции адаптивной ветви уже осуществлена глубокая перестройка корреляций, такая ветвь развивается много быстрее инадаптивной, догоняет и перегоняет ее. При этом, по Ковалевскому, инадаптивные формы вытесняются адаптивными.

Вымирание парнопалых копытных Ковалевский объясняет естественными причинами, отнюдь не прибегая ни к мистическим толкованиям, которые мы рассмотрели в разделе первом нашей книги, ни к гипотезам «ударных» факторов, разбор которых дан нами во втором разделе. Прежде всего, когда адаптивные формы входят в соприкосновение с инадаптивными, т. е. оказываются в одном с ними биотопе, то адаптивные довольно легко вытесняют инадаптивные, вызывая их вымирание. «Весьма вероятно,— писал он (1960, стр. 144),— что роды с такими неадаптивно редуцированными конечностями могли бы сохраниться до нашего времени, если бы они были предоставлены самим себе и не имели бы лучше организованных конкурентов. В действительности же... даже во время расцвета этой группы, когда число особей и родов было наибольшим, появились некоторые формы, которые были организованы относительно лучше; сначала они были маленькие, незаметные, терявшиеся в большой массе инадаптивных родов, но преимущества их организации приобретают все большее значение, так что в нижнем ярусе среднего миоцена они уже одерживают верх; и чем дальше, тем разнообразнее они развиваются и совершенно вытесняют все другие, старые группы». Вследствие этого, по Ковалевскому, все формы, прошедшие эволюционный путь инадаптивной редукции, вымерли. Итак, быстрое развитие не спасло инадаптивные типы от вымирания. Заметим, что основатель эволюционной палеонтологии указывал различные степени инадаптивности и различные степени адаптивности, от чего, по его мнению, зависел и ход вымирания соответствующих таксонов.

Существенно то положение, что вымирание менее приспособленных, по Ковалевскому, зависело от появления и расселения более приспособленных. Формы, претерпевшие инадаптивную редукцию,

по словам Ковалевского (1873, 1960), быть может, дожили бы от эоцена до наших дней, если бы они не были теснимы со всех сторон лучше приспособленными конкурентами.

Развитие адаптивных типов и их экспансия обусловливают вымирание инадаптивных. Инадаптивность («неадаптивность»), по Ковалевскому (1875, стр. 34), есть «упорство удержать типичную организацию», «отсутствие способности приспособиться (адаптироваться) к новым условиям, порождаемым редуцированной конечностью». «Все совершенно вымершие типы парнопалых,— как говорит Ковалевский (там же, стр. 34),— следуют именно этому неадаптивному методу упрощения конечности и дают начало редуцированным формам, которые, однако, в подробностях строения конечностей остаются верны старым преданиям; **неадаптивные** типы эти вымирают, не оставляя наследников». (подчеркнуто автором.— *Л. Д.*)

Вымирающие группы исчезают не сразу, не одновременно на всем ареале своего распространения; вымирание охватывает одну часть ареала за другой. «Мы встречаем еще много тапиров,— писал Ковалевский (1873, стр. 29),— хотя они безусловно представляют собой группу, не способную к дальнейшему развитию и постепенно вымирающую. В среднем и нижнем миоцене они были многочисленны в Европе, но чем ближе мы приближаемся к нынешнему периоду, тем более сокращается область распространения этой группы, или, иными словами, тем многочисленнее местности, где они вымирают, для того чтобы сохраниться лишь в немногих, совершенно исключительно благоприятных и защищенных; не может быть, конечно, и речи о дальнейшей дифференцировке этой группы, она, без сомнения, идет к своему полному исчезновению».

Тут нельзя не видеть подтверждения одной из закономерностей вымирания, установленных Дарвином.

Однако, широко владея материалами палеонтологической истории млекопитающих, Ковалевский смог, развивая идеи Дарвина, существенно углубить дарвинистское понимание вымирания как вытеснения менее совершенных форм более совершенными. «До самого нижнего или среднего миоцена,— писал Ковалевский (1875, стр. 56),— существовало поразительное разнообразие копытных типов». «Но именно в эту эпоху вырабатываются, наконец, первые представители жвачных, да и группа палеотериев в лице анхитериев начинает приближаться к формам современных Equidae; с появлением их шансы борьбы вдруг переменяются: эти две сильно приспособленные, снабженные весьма экономическим организмом группы начинают быстро размножаться, распадаются на новые подгруппы и вытесняют все более и более прежние эоценовые типы. Этот большой перелом в истории копытных начинает замечаться совершенно ясно в середине миоценовой эпохи. Однако

те формы, которые своим чрезвычайным развитием начинают с этого времени вытеснять прежние типы, появились не вдруг, но развились мало-помалу из прежних более древних типов» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

Имея перед собой сравнительно скудные и разрозненные фактические данные, Ковалевский рисует изумительную картину борьбы «нового» со «старым» в мире копытных. Представителем «нового» среди лунчатозубных парнопалых копытных был, как думал Ковалевский, род *Gelocus*. «Это маленькое существо,— писал он (1875, стр. 57),— представленное всего одною видовою формою, занимало, конечно, весьма мало выдающееся место в сравнении с крупными копытными, населявшими Землю в конце эоцена. Куда ему было меряться с огромными аноплотериями, гиопотамами и антракотериями, на стороне которых были, по-видимому, все шансы дальнейшего развития и преобладания на Земле. Но, несмотря на это неравенство, результат выпал иначе; это маленькое существо представляло задатки лучшей, выгоднейшей организации... и как ни невыгодно слагались, по-видимому, для маленького существа шансы борьбы, несмотря на это **оно победило всех своих крупных и могучих современников и дало начало длинному ряду поколений**... Из крупных же современников, в обществе которых *Gelocus* впервые появился на Земле, **не осталось больше ни одного: все они бесследно вымерли, не оставив потомства**...» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*). Менее совершенные по типу строения таксоны копытных были вытеснены не первой формой, несшей в себе зародыш «нового». Вся борьба со старыми, менее приспособленными организмами выпадает не на долю первой формы, но на долю тех еще более совершенных организмов, которые развились из нее или ее близких родичей. Таким образом совершается быстрое вытеснение всех инадаптивных и вообще менее приспособленных типов.

Тут перед нами картина одной из больших «революций» в животном мире материков кайнозойской эры. Следовательно, было бы неправильно думать, что Ковалевский представлял себе эволюцию как совершенно плавный, абсолютно непрерывный процесс. Наоборот, он был убежден, что в развитии органического мира имели место моменты перелома, крутых поворотов, даже переворотов, когда происходило быстрое вытеснение некогда господствовавших форм и групп форм группами, претерпевавшими экспансию после достижения ими нового, существенно более совершенного, уровня организации.

Таким образом, Ковалевский пришел к диалектическому пониманию переворотов в органическом мире. Он показал, что живой природе свойственны внутренние противоречия, что борьба между «новым» и «старым» составляет внутреннее содержание таких эволюций. Этим он обогатил дарвинизм.

Дарвин (1903, т. I, стр. 114) писал о формах, обладающих «конкуренционной высотой» организации, которая обеспечивает вытеснение ими менее высокоразвитых конкурентов. Он утверждал (1939, стр. 562), что «обитатели мира в каждый последовательный период его истории побеждали своих предшественников в борьбе за жизнь». Дарвину (там же, стр. 555) принадлежат следующие, полные глубокого смысла, слова: «Если бы при климатических условиях, почти одинаковых, эоценовым обитателям земного шара пришлось конкурировать с современными обитателями, последние одолели и истребили бы первых, подобно тому как эоценовые — вторичных и вторичные — палеозойских». Но когда Дарвин создавал свою теорию, он не располагал никаким палеонтологическим материалом, на основе которого можно было бы показать закономерности, подмеченные Ковалевским.

Если бы ученые, тщетно ищущие объяснения вымирания многих широко распространенных групп в конце мезозоя, обратили должное внимание на то, что Ковалевский писал о «зародыше лучшей организации», который содержался в маленьком гелокусе, и о вытеснении инадаптивных форм потомками гелокуса, то эти ученые перестали бы считать «великое вымирание» на границе мезозоя и кайнозоя неразрешимой загадкой и отказались бы от всех мистических и механистических («ударных») гипотез вымирания.

Предвосхитив результаты исследований, которые начали вырисовываться буквально в наши дни, за последние три-четыре года, Ковалевский, как последовательный дарвинист, упорно проводил в своих произведениях мысль о существовании целого ряда основных групп плацентарных млекопитающих еще в меловом периоде. Он настаивал на «чрезвычайной давности млекопитающих типов» (1948, стр. 154), так как не мог допустить, что плацентарные млекопитающие появились лишь в начале третичного периода и уже с момента своего появления были представлены многочисленными и разнообразными формами.

Таким образом, работы Ковалевского указывают пути дальнейшего изучения проблемы вымирания организмов.

НЕЙМАЙР О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ

Выдающийся палеонтолог-дарвинист М. Неймайр (1889) в своей классической книге «Стволы животного царства» посвящает проблеме вымирания органических форм весьма интересную главу. Мысли, высказанные им почти восемьдесят лет назад, настолько верны и так близки к тому, что представляется нам наиболее глубоким проникновением в сущность процессов исчезновения круп-

ных таксонов животных, что мы считаем нужным подробно изложить эту главу книги Неймайра.

Вначале автор говорит о вымирании видов в историческое время. Число таких видов очень велико, а многие другие, пока еще существующие, чрезвычайно близки к окончательному исчезновению. Тут он называет крупных млекопитающих животных, которые были истреблены человеком, полностью или частично в Европе. Далее, он говорит о другом процессе — вытеснении крысы *Mus rattus* лучше приспособленным, лучше вооруженным в борьбе за существование видом *Mus decumans*.

Аналогичные процессы происходили и в других странах. В качестве примеров Неймайр называет нелетающую птицу дронта на о-ве Бурбоне и нескольких родственных ему птиц на соседних островах, *Rhytina stelleri* в Беринговом море, вымирающего бизона североамериканских прерий. В гораздо большей мере происходит вымирание на океанических островах вследствие вырубания лесов, что лишает живущих там насекомых, улиток и других животных их обычной пищи, и в еще большей степени из-за интродукции и одичания там европейских домашних животных и культурных растений, а также заноса туда сорных растений, которые чрезвычайно быстро вытесняют местную растительность.

Возникает вопрос, достаточны ли такие процессы для объяснения исчезновения бесчисленных организмов, существовавших в прежние отрезки геологического времени?

Многие принимали, что виды, подобно особям, проходят закономерный путь жизни — они возникают, достигают расцвета, стареют и отмирают, если только они не испытывают, через постепенное изменение, своего рода омоложение: их вымирание надо приписывать неспособности испытывать дальнейшее изменение. Неймайр находит, что это объяснение, которое может казаться очень правдоподобным, все же несостоятельно. Множество форм вымирало, конечно, потому, что при изменении условий среды, к которым они приспособлены, они не могли достаточно быстро приспособиться. Но напрасно мы искали бы доказательства того, что формы обладают способностью изменяться лишь в течение определенного времени, после чего становятся как бы закосневшими и неизменными. Никто не может утверждать, что какая-либо форма перестала варьировать.

«Совершенно независимо от этого,— продолжает Неймайр (там же, стр. 142, 143),— надо признать малопоследовательным вносить в дарвиновское учение, допуская старческую дегенерацию целых видов, родов или семейств, в высшей степени виталистическое представление — представление, которое обосновывается лишь действительно близким подобием (эволюционного развития.— *Л. Д.*) с ходом жизни единичного существа, и ничем иным, кроме этого. Едва ли существует более обманчивый и более опасный спо-

соб научного доказательства, чем способ, основанный на подобных аналогиях; да и здесь этот путь оказывается ложным».

Мы должны, таким образом, отвергнуть виталистическое представление и признать несостоятельным способ его обоснования. Тем не менее нельзя закрыть глаза на то, что в этой области встречаются некоторые примечательные явления, которые, на первый взгляд, кажутся, по меньшей мере отчасти, трудно объяснимыми. Такие явления уже многократно привлекались для попыток показать, что здесь невозможно объяснение на основе учения об отборе, а потому необходимо допущение катастроф или какое-то виталистическое толкование.

Прежде всего подчеркивается вымирание некоторых крупных форм, которые иногда в течение долгих отрезков геологического времени были представлены чрезвычайно обильно и разнообразно, в некоторых толщах прямо господствуют, а затем либо совершенно исчезают, либо влачат свое существование в виде ничтожных последышей. «Тут указываются вымирание или упадок трилобитов, наутилидов, разных групп плеченогих, далее цистоидей, древних морских ежей, древних морских лилий и тетракораллов к концу палеозойского времени; фузулин в конце карбона, стегоцефалов в конце триаса, динозавров, птеродактилей, мозазаврид, зауроптеригий, ихтиозавров, аммонитов, белемнитов, рудистов и т. д. в конце мела, нуммулитов в олигоцене и некоторые другие аналогичные, хотя и менее разительные явления» (там же, стр. 143).

Иногда утверждают, что некоторые из таких групп вымерли одновременно и внезапно на всей поверхности Земли. Однако все это — утверждения, которые, как говорит Неймайр, зависят либо от неточного знания, либо от недостаточной критики. Прежде всего, геологические методы далеко не достигли той степени совершенства, чтобы мы могли, за исключением некоторых совершенно единичных случаев, точно параллелизировать, по времени их образования, отложения, развитые на очень далеких друг от друга участках. Мы, конечно, можем более или менее правильно сопоставлять крупные серии пластов далеких одна от другой частей света. Однако в подавляющем большинстве случаев мы не можем утверждать, что те или иные события были в разных местах геологически одновременными, т. е. совершились в течение промежутка времени, на протяжении которого в органическом мире не имело места никакое заметное изменение. При определении геологического возраста часто упускают из вида, что представители какого-либо вымирающего семейства могли существовать в одной области дольше, чем в другой.

Поэтому утверждение, будто то или иное подразделение животного или растительного царства вымерло на отдаленных друг от друга участках земной поверхности одновременно, должно быть признано недостаточно обоснованным, ибо «по большей части от-

сутствуют средства для столь точного определения времени» (там же, стр. 144). Но даже тогда, когда мы ограничиваемся более узкими пространственными рамками, при несколько более глубоком исследовании, почти всегда оказывается, что вымирание крупной группы происходит не внезапно: ему, как правило, предшествует постепенное вытеснение, убыль данного типа. Так, иногда мы слышим, что трилобиты вымерли в конце палеозойского времени; ничто не может быть более ошибочным, по словам Неймайра, чем это утверждение. И он приводит данные о постепенном убывании трилобитов после кембрия до перми. То же можно сказать о некоторых других группах палеозойских беспозвоночных: морских лилиях, морских ежах, тетракораллах. Он полагает, что мы можем в будущем найти потомков этих групп в более поздних периодах.

«Но, конечно,— пишет Неймайр,— чаще всего и особенно охотно ссылаются на пример внезапного вымирания аммонитов к концу мелового времени». Однако, по словам Неймайра, и это указание совершенно неточно. В наших краях аммониты с середины меловой формации становятся все более малочисленными, постепенно все более отступают, так что в самых молодых пластах меловой системы они принадлежат к редким находкам а затем постепенно исчезают к границе с третичной формацией. Совершенно иначе обстоит дело в Индо-Тихоокеанской области, где верхний мел содержит еще множество аммонитов. Неймайр говорит о переходе единичных представителей в третичную толщу, по крайней мере в Калифорнии; тут знаменитый палеонтолог был введен в заблуждение ошибочными сообщениями из американских источников, что нисколько не нарушает логичности его рассуждения.

Неймайр со всей решительностью подчеркивает абсолютную несостоятельность утверждения, будто многие цветущие таксоны вымирают внезапно и, как правило, как раз на границе между двумя формациями или периодами. Такие указания, по его словам, вызываются, по большей части, ошибочным или некритическим использованием таблиц, содержащихся во многих палеонтологических трудах. Все такие заключения, как выражается Неймайр, не могут иметь никаких претензий на научное значение.

Но если даже устранена эта сторона трудности, то все-таки остается вопрос, можно ли объяснить вымирание некогда процветавших, даже господствовавших групп, целых семейств и отрядов борьбой за существование и не надо ли признать наличие некоего жизненного цикла крупных систематических групп, который завершается старостью и смертью и который не объясним теорией отбора. Едва ли, конечно, возможно в каждом отдельном случае показать, какими причинами было вызвано вымирание: может идти речь лишь об указании возможности простого объяснения для различных событий. При этом можно, не ограничиваясь рассмотрением

совершенно вымерших групп, принять во внимание и другие, которые после весьма богатого развития перешли в состояние незначительных реликтов.

Точное изучение фактических данных показывает, что упадок крупного цветущего семейства, как правило, совпадает с появлением соперников, превосходящих его в борьбе за существование. Это особенно разительно проявляется у форм, господствовавших в течение некоторого времени в своем жизненном округе. В древнейшие времена трилобиты занимали первое место в животном мире; однако их преобладание было нарушено с умножением головоногих, этих опаснейших и хищнейших разбойников из всех беспозвоночных животных моря. Затем быстро наступает полный упадок трилобитов с распространением рыб на границе между силуром и девоном. В верхнем силуре господствующими формами были наутилиды; однако и они начали неуклонно испытывать упадок с конца силура, с появлением высокоразвитых рыб. Кроме того, сокращение численности наутилид совпадает с расцветом аммонитид. Аммониты испытывали чрезвычайное развитие в течение более поздних фаз палеозоя и на протяжении мезозоя. Только с середины мелового периода начинается заметное их сокращение, а приблизительно на границе между мелом и третичным временем они вымирают. Начало их упадка совпадает с мощным развитием телеостей — костистых рыб. Это же событие влечет с собой упадок белемнитид и ганоидных рыб, которые до того населяли во множестве все моря, а после исчезли, за исключением немногих реликтов.

Аналогичные события разворачивались на суше. К концу палеозоя тут господствующей группой был амфибийный отряд стегоцефалов. Затем появляются рептилии, вытеснявшие стегоцефалов, так что эти последние исчезли с окончанием триаса. Далее, начинается господство рептилий, которое, однако, прекращается с победой высших млекопитающих. Основные подразделения мезозойских рептилий вымирают. Летучие ящеры, птеродактили, уступают место птицам.

Не всегда, однако, удается находить такие отношения. Так, мы не можем сказать, чем был вызван упадок фузулин и нуммулитов, а также рудистов, какие животные могли вытеснить эти группы.

Поскольку вымирание или упадок господствующей группы по времени, как правило, совпадает с победой более сильных соперников, то тем самым становится весьма вероятным, что эти два явления находятся в причинной взаимосвязи. Так или иначе в каждом отдельном случае мы видим возможность объяснения вымирания борьбой за существование. Таким образом, вымирание крупных групп отнюдь не делает необходимым допущение каких-то таинственных причин.

Эти соображения устраняют тяжелые теоретические затруднения в объяснении явлений вымирания. Тем не менее в отдельных случаях мы встречаем очень много весьма примечательного и пока еще неясного. В настоящее время крупные наземные млекопитающие встречаются лишь в двух областях: в Африке живут слоны, носороги, гиппопотамы, буйволы и жирафы, а в Индии — слоны, носороги и буйволы. Но в недавнем прошлом, в то время когда на Земле появился человек, положение вещей было совсем иное; тогда во всех областях, за исключением лишь мелких островов, происходило мощное развитие исполинских наземных животных, существовавших в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, а также и Австралии. На Мадагаскаре и в Новой Зеландии жили гигантские нелетающие птицы. Неймайр думает, что это бросающееся в глаза явление представляет собой пока еще неразрешенную загадку. Но он считает нужным иметь в виду, что именно исполины животного мира, нуждаясь в больших количествах пищи, могут сильно страдать от голода. Неправильно думать, что крупные наземные звери, как слон, носорог и другие, могут жить лишь при особенно пышной тропической растительности. Некоторые думали, что человек мог истребить этих животных. Неймайр считает это объяснение ошибочным. Ведь Индия — древнейшая культурная страна, и все-таки высокая цивилизация индусов не уничтожила слонов и носорогов, которые опустошают их поля. Однако это оказалось возможным для доисторических обитателей Европы, Северной и Центральной Америки, Бразилии и Австралии, несмотря на сравнительно низкую ступень культурного развития населения этих стран.

Столь же неудачными считает Неймайр попытки объяснить всеобщее исчезновение крупнейших форм животных влиянием климата ледникового периода: оно могло иметь значение в северных частях Европы, Азии и Северной Америки, но мы не можем приписать ему вымирание форм в Австралии или Бразилии, поскольку аналогичное явление не имело места в Африке и Индии. Мы не можем также предположить столь широкие перемещения водных пространств и суши, которые могли бы вызвать такой эффект: у нас нет фактов, которые делали бы возможным такое предположение.

Итак, по словам Неймайра (там же, стр. 149), мы стоим пока еще «перед большой загадкой, перед значительным явлением, которое мы не можем объяснить».

Относительно этой великой «загадки» надо, по нашему мнению, сказать, что Неймайр не мог в полной мере оценить значение деятельности человека уже потому, что в то время, когда он писал свою замечательную книгу, наука об историческом развитии человеческого общества в самые ранние времена его существования была еще в зачаточном состоянии, так же как и палеоантропология.

Теперь мы знаем, что человек проявил свои разрушительные способности еще в ранние эпохи своего существования в такой мере, которая делает вполне понятным уничтожение им многих крупнейших зверей — излюбленной добычи первобытных охотников.

В целом же очерк, посвященный в классическом труде Неймайра проблеме вымирания, показывает правильный, плодотворный подход замечательного палеонтолога-дарвиниста к раскрытию причин этого явления. Насколько правильнее и глубже понимал он факторы вымирания, чем сотни и сотни последующих и современных авторов, игнорирующих дарвиновское эволюционное учение и выдумывающих множество гипотез, которым суждено оставаться в истории науки памятниками беспомощности и необузданной фантазии!

В очерке, который мы довольно подробно изложили в предыдущих строках, устаревшими являются многие термины, например названия таксонов, которые вследствие развития знаний ныне заменены более точными, и понимание объема этих таксонов. Неймайр не мог знать множества весьма важных фактов, которые были открыты и описаны за время, истекшее после 1889 г. Но в принципе Неймайр стоит впереди многих исследователей, которые и теперь пытаются осмыслить явления вымирания с позиций либо витализма, либо механицизма. По существу, его очерк отражает в значительной мере нынешнее понимание проблемы вымирания. Мы видели, что даже такая головоломная загадка, как причины вымирания многих групп животных на границе мезозоя и кайнозоя, в общей форме разгадана была Неймайром. Он же вполне правильно поставил вопрос о причинах вымирания, например, трилобитов. Он верно охарактеризовал самый процесс вымирания крупных групп животных, исходя из принципов, изложенных и обоснованных еще Дарвином.

ПРОБЛЕМА ВЫМИРАНИЯ В ТРУДАХ АНДРУСОВА

В трудах самого Дарвина и представителей раннего дарвинизма, в частности Неймайра и Ковалевского, мы находим общее решение проблемы исчезновения органических форм, но эти выдающиеся исследователи лишь в малой мере затрагивали вопрос о значении факторов массового вымирания вследствие существенных и относительно быстрых изменений среды на ограниченных, но все же обширных участках земной поверхности. Такие события могли происходить на суше вследствие сильного похолодания, например при распространении оледенения. Однако подобные слу-

чаи вымирания нелегко поддаются исследованию, потому что четвертичные (антропогеновые) ледниковые явления изучаются на материках, где существенное похолодание скорее вызывало не окончательное истребление видов и других таксонов, а оттеснение популяций на северном полушарии к югу, где экологические условия оказывались вполне доступными для форм, ранее живших несколько севернее. Так происходило и с растительностью, и с фауной. Этого вопроса мы коснемся в особой главе, где будут рассмотрены события вымирания организмов в самые недавние геологические моменты. Полное вымирание таксонов наземных организмов могло происходить при похолодании лишь на островах, если в их населении определенное место занимали эндемики. Однако такие случаи представляют собой редкое, даже исключительное явление. Поэтому изучение вымирания, вызываемого четвертичным похолоданием, представляло значительные трудности и не приводило к установлению ярких, убедительных примеров вымирания, регионального или хотя бы локального, вызываемого «ударными» факторами.

Следовательно, для того чтобы поискать более наглядные и убедительные случаи действия подобных причин, надо обратиться к водоемам — более или менее ограниченным участкам водной среды, где жили некоторые эндемики и где эти последние потом погибали вследствие коренного изменения экологических условий. Некоторые примеры таких водоемов были известны издавна. Таково, например, озеро, существовавшее на протяжении некоторой части неогена на территории Славонии, а затем исчезнувшее. Из отложений этого озера еще Неймайр (Неймайр, Пауль, 1875) описал своеобразные формы моллюсков, очень быстро эволюировавших, а затем быстро вымерших просто вследствие того, что озеро перестало существовать. Аналогичный случай представляет моллюсковая фауна так называемого Штейнгеймского озера — совсем маленького водоема, где эволюировали достаточно быстро некоторые пресноводные брюхоногие, после совершенно вымершие в связи с исчезновением этого озера. История таких эндемиков представляет выдающийся интерес для изучения процессов изменчивости, ее причин, а также эволюции форм; но подобные материалы дают мало для освещения явлений вымирания. Это были очень небольшие водоемы, и геологическое изучение отложившихся в них осадков дает мало для выяснения постепенного изменения условий в сторону, неблагоприятную для существовавших там эндемичных форм. Кроме того, вымирание таких эндемиков не могло оказать сколько-нибудь уловимое влияние на количественное изменение популяций всего остального биоса даже ближайших территорий.

В геологическом прошлом возникали, однако, очень обширные бассейны, целые моря, которые то обособлялись от Мирового

океана, превращаясь в почти замкнутые или даже совершенно замкнутые бассейны, существовавшие в течение вполне ощутимых отрезков геологического времени, то воссоединялись с открытыми морями или океанами. В таких полузамкнутых или замкнутых бассейнах происходили значительные изменения гидрологических условий. Вследствие понижения или повышения солености вымирали многие их обитатели. В таких случаях оказывается возможным не только устанавливать факты вымирания, но и выяснять связь этих событий с изменениями экологических условий в данном водоеме.

На протяжении значительной части кайнозоя, не менее половины этой эры, геологически беспокойной областью резких изменений была восточная часть Великого Средиземного моря, лежащая к востоку от Центральной Европы, так называемый Паратетис. Основу палеобиологического изучения Паратетиса заложил выдающийся русский ученый Н. И. Андрусов.

Паратетис представлял собой громадный морской бассейн, который в некоторые моменты своей истории был во много раз обширнее Черного и Каспийского морей, вместе взятых. Если в огромную изолированную впадину, занятую сильно опресненными водами, проникают вследствие открывшегося сообщения с морем соленые морские воды, соленость водоема повышается. Формы, приспособленные к низкой солености, могут вымереть нацело или сохраняются лишь в лиманах, сильно опресняемых водами рек. Если же морской залив изолируется от моря и опреснится, то тут, по Андрусову (1891), совершенно вымрет глубоководная фауна, а из прибрежной сохранится лишь некоторый процент обитателей, зависящий от степени опреснения.

В Паратетисе вымирание очень часто зависело от более или менее резкого изменения гидрологических условий, к которым большинство живших в данном водоеме форм просто не успевало приспособиться. Андрусов (1918, 1963) различал так называемые циклы в истории Черноморского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. «Каждый из этих циклов,— писал он (1963, стр. 293),— начинается отложениями с более богатой фауной». Позже, однако, морские элементы исчезают. А затем с изменением солености вод в сторону ее повышения могли происходить «возвраты фаун более морского типа» (там же, стр. 293).

Андрусов рассматривает конкретные случаи, когда вследствие изменения гидрологического режима вымирали едва ли не все бентонные моллюски данного бассейна.

Например, в своей монографии о дрейссенидах (1897, стр. 648) он писал о смене фаун после образования в Европе огромного солоноватоводного бассейна, который занимал всю Средне-Дунайскую низменность и ее окраины, следующее: «Прежние, морские обитатели бассейна, за немногими исключениями, вымерли в силу несо-

ответственного им уменьшения солености; огромные пространства, таким образом, освободились, оказались незанятыми, конкуренция для новых иммигрантов была слабая — в виде немногих автохтонов (кардиид)».

Однако Андрусов считал нужным отметить, что подобными причинами нельзя объяснить все случаи вымирания органических форм даже в бассейнах Паратетиса: иногда вымирание оказывалось результатом вытеснения одних форм другими, лучше приспособленными к данным условиям среды. Там, где гидрологический режим бассейна оставался приблизительно постоянным, смена одних видов другими происходит лишь вследствие борьбы за существование между ними. Андрусов (1897, стр. 649) признает, что «вымирание отдельных видов было результатом естественного отбора в борьбе за существование». Он находит, что в дакийско-понтическом бассейне конгерии «пали в неравной борьбе с более живучими» дрейссенами (там же, стр. 649).

Таким образом, Андрусов показал, что, помимо случаев локального вымирания вследствие изменений экологических условий на ограниченном участке одного биотопа в пределах более или менее обширного бассейна, в истории фаун Паратетиса совершались и такие события экстерминации популяций, которые охватывали весь бассейн и зависели от общих для всего бассейна изменений гидрологических условий.

Далее будут приведены факты, которые, как мы надеемся, вполне подтверждают эти выводы замечательного палеонтолога-эволюциониста.

НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ О ЗНАЧЕНИИ РАБОТ КЛАССИКОВ ДАРВИНИЗМА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВЫМИРАНИЯ

Классики дарвинизма, по нашему мнению, обосновали некоторые принципы, которыми следует руководствоваться при дальнейшем изучении проблемы исчезновения органических форм и их групп. Они сумели, имея в своем распоряжении лишь довольно скудный фактический материал, наметить правильный путь разработки этой проблемы.

В двух предыдущих разделах было показано, насколько бесперспективны поиски объяснения вымирания, которые после классиков дарвинизма предпринимались многочисленными высококомпетентными учеными, пытавшимися найти разгадку «угасания» органических форм без помощи дарвинизма.

Ценные руководящие указания, выдвинутые и обоснованные классиками дарвинизма, сводятся к следующему.

1. Дарвин показал, что основная причина вымирания широко распространенных видов заключается в их сложных взаимоотношениях с другими существами. Иначе говоря, он обосновал тезис о том, что в вымирании видов и их групп ведущую роль играют противоречия внутри биоса.

Дарвин установил закономерности процесса вымирания и доказал, что, когда речь идет не о формах, имеющих локальное или региональное распространение, а о широко распространенных формах, этот процесс не бывает катастрофически внезапным, вызванным какими-то внешними силами. Окончательному вымиранию предшествуют сокращение ареалов и уменьшение численности популяций.

2. Неймайр применил общие положения дарвиновского понимания вымирания к фактам исторического развития органического мира, проверил и подтвердил эти положения палеонтологическими данными. При этом Неймайр, как один из крупнейших и образованнейших палеонтологов, сумел привлечь к проверке дарвиновских идей всю сумму знаний об ископаемом органическом мире, которые накопились к концу 80-х годов прошлого века. Основные мысли Дарвина выдержали это испытание; Неймайр убедительно показал их правильность и полную несостоятельность виталистических и катастрофистских толкований процесса вымирания.

3. Ковалевский не только подтвердил основные положения материалистического понимания вымирания, выдвинутые Дарвином, но и показал, что если катастрофистское толкование вымирания совершенно несостоятельно, то тем не менее в историческом развитии живой природы происходили «великие переломы» — события революционного характера. Ковалевский блестяще доказал, что эти революции, или перевороты, совершались в результате развертывания противоречий внутри биоса, а не вследствие толчка, получаемого извне, «ударов» со стороны.

4. Дарвин не имел возможности развить мысль о массовых вымираниях, которые происходят в локальном и даже региональном масштабе, потому что он не располагал сведениями о фактах такого рода.

Андрусов изучал историю значительной части той полосы земной поверхности, которая может быть названа зоной Великого Средиземного моря Тетиса. Эта восточная часть Тетиса, впоследствии получившая название Паратетиса, была ареной интенсивной тектонической деятельности в течение кайнозойской эры, и в связи с этим существовавшие там обширные бассейны подвергались многократным интенсивным преобразованиям: изменениям конфигурации, глубин и соответственно гидрологического режима; бассейны с нормальной соленостью испытывали большее или меньшее опреснение, а затем происходили изменения обратного поряд-

ка. Такие довольно быстрые изменения основных экологических условий могли вызывать и в действительности вызывали вымирание водных животных, преимущественно донных, в региональном масштабе. Подобные события получили освещение и толкование в трудах Андрусова.

Таким образом, именно Андрусов впервые изучил события ма сового вымирания, о масштабах которых Дарвин за отсутстви у него соответствующих фактов не мог иметь представлен Следовательно, исследования Андрусова, не меняя суще концепции Дарвина, дополнили ее моментом, очень важным ее конкретизации.

Таковы, нам кажется, те основные черты дарвинистского мания вымирания и его причин, с которыми нас знакомят ведения Дарвина и его ближайших последователей.

РАЗДЕЛ ЧЕТВЕРТЫЙ

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ КРУПНЫХ ТАКСОНОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Традиция — внушительная сила в научном мышлении. Существует традиция, согласно которой «вымершие чудовища» должны были исчезнуть с лица Земли сразу, как по мановению волшебного жезла. В соответствии с этой традицией авторы, собираясь рассмотреть события вымирания тех или иных групп, обычно исходят из положения о внезапности их исчезновения, как о чем-то бесспорном, вполне доказанном чуть ли не со времен Ж. Кювье. Мгновенность вымирания кажется этим ученым незыблемо установленной, не подлежащей пересмотру. Поэтому, в понимании таких авторов, речь может идти лишь о факторах, которые вызывали внезапное поголовное истребление.

Между тем тезис о геологически мгновенном исчезновении широко распространенных групп морских, пресноводных и наземных организмов, восходящий к истокам палеонтологии, к идеям Кювье и Орбиньи, требует самой решительной ревизии. Не надо забывать, что при Дарвине длительность истории биоса на нашей планете представлялась ученым довольно малой, и, естественно, возникал тревоживший эволюционистов вопрос, как за такой сравнительно небольшой отрезок времени могли сформироваться весьма разнообразные и сложные по своему строению растения и животные, включая человека. Длительность существования жизни на Земле ученые времен Дарвина едва решались оценивать десятками миллионов лет. А теперь эта оценка возросла в сотни раз: доказано, что органический мир существует на Земле миллиарды лет. Поэтому возникновение эволюционным путем самых высокоорганизованных существ, казавшееся некоторым современникам Дарвина маловероятным, теперь представляется вполне понятным. Соответственно, гораздо более приемлемой стала идея не мгновенного, а в общем относительно медленного вымирания.

Любопытно, что о факторах исторического развития органических форм некоторые люди, очень далекие от изучения истории жизни, смело высказывают свои собственные предположения и даже решительные суждения. Вполне естественно, что всякому любознательному человеку хочется знать, почему исчезли вымершие животные. А тут как раз им преподносится идея, что разные диковинные твари исчезли сразу, почти мгновенно. Возникает вопрос: отчего бы это могло произойти?

Некоторые группы ископаемых животных пользуются особенной популярностью среди широкой публики. К таковым, по нашему мнению, принадлежат, мастодонты, ихтиозавры и динозавры. Наибольшим почетом пользуются динозавры. О них нередко можно читать в художественной прозе, а иногда и в стихах.

Ископаемые беспозвоночные и вообще сравнительно не очень большие животные привлекают уже меньше внимания. Из беспоз-

воночных прошлых времен наиболее широкой известностью пользуются аммониты, несколько меньшей — белемниты и граптолиты.

Интерес, вызываемый у неспециалистов некоторыми, особенно крупными ископаемыми животными, нередко побуждает этих людей задумываться о причинах исчезновения животных, которые некогда были широко распространены на земной поверхности. Иногда плоды этих размышлений облекаются в форму научных статей, которые, естественно, попадают в библиографию о причинах вымирания.

Этот и два последующих раздела нашей книги посвящаются вопросам вымирания некоторых основных групп животных и растений. Мы не претендуем на полноту и охват всех важнейших групп ископаемых организмов. По нашему мнению, основные закономерности вымирания можно показать на немногих ярких примерах наиболее характерных в этом отношении групп. Остальные таксоны кратко затрагиваются в других главах книги.

Здесь мы считаем необходимым сказать несколько слов о неполноте палеобиологической летописи, о которой надо всегда помнить при рассмотрении вопроса о причинах и условиях вымирания и которая, однако, часто при этом забывается.

В этой книге было бы неуместно излагать основы учения о неполноте палеобиологической летописи, которое заслуживает специального рассмотрения. В ценной монографии И. А. Ефремова о тафономии (1950) подчеркнуто значение этой проблемы для палеонтологии и исторической геологии. Впрочем упомянутый автор не ставил перед собой задачи всестороннего общего рассмотрения неполноты палеобиологической летописи. Он стремился показать, прежде всего, особенности палеобиологической летописи древней, преимущественно палеозойской, суши. Однако неполнота летописи — явление, с которым необходимо считаться и при историческом изучении жизни водной среды, в частности морской.

Игнорирование этого явления или его недооценка ведут к грубейшим ошибкам при изучении исторического развития органического мира и вымирания органических форм. Подчеркивая здесь это положение, мы постараемся в дальнейшем показать, к каким необоснованным суждениям приходили исследователи, забывавшие о неполноте палеобиологической летописи. Очень многие ошибки, даже подавляющее большинство их, были бы избегнуты, если бы авторы помнили, как велика неполнота наших знаний о биосе прошлых геологических времен.

Считаем нужным отметить одну характерную черту нынешнего положения геологической хронологии.

При рассмотрении вопросов вымирания мы всегда должны иметь в виду степень точности ныне существующей геохроноло-

гии. Отнюдь нельзя думать, что границы между эпохами исторической геологии проводятся на одинаковом уровне по всему земному шару. В какой мере обоснованно отождествление, скажем, отделов и ярусов геологических систем по всему земному шару? Можем ли мы, например, утверждать, что маастрихт Западной Европы хотя бы в основном, а не точно, соответствует каким-то определенным геологическим образованиям Восточной Азии и Северной Америки? Это пока невозможно. То же самое можно сказать о границах силура и девона в Западной Европе и за ее пределами, о границах между девоном и карбоном, между карбоном и пермью, между пермью и триасом для территорий, значительно отдаленных одна от другой. Если бы мы хотели выразить в числах лет размер фактически неизбежной ошибки при параллелизации систем или отделов (соответственно — периодов и эпох) в масштабе земного шара, то речь будет идти, очевидно, о десятках или сотнях тысяч лет для четвертичных времен и о миллионах, даже о многих миллионах лет, для более древних периодов. А такие интервалы, безусловно, ощутительны в историческом развитии и крупных групп органического мира. И особенно значительны такие промежутки времени для познания процессов вымирания в моменты «переворотов» в истории органического мира, понимаемых в смысле, какой придавал этим терминам великий дарвинист Ковалевский. Мы исходим из того положения, что вымирание форм и групп животных и растений не происходило всегда одними и теми же темпами — иногда должны были наступать и действительно наступали времена относительно очень быстрого вымирания. В дальнейшем мы отметим такие моменты в историческом развитии органического мира. Только эти «перевороты» мы понимаем не в духе катастрофизма, а по-дарвинистски; они зависели главным образом от взаимоотношений между органическими формами внутри биоса.

Само собой разумеется, что, когда демаркационные линии между геохронологическими единицами (периодами, эпохами, веками и т. д.) будут проводиться точнее, чем теперь, исследователям будет легче выяснить ход вымирания и его конкретные причины в каждом отдельном случае. Однако это не значит, что в ожидании таких лучших времен мы должны пока воздерживаться от анализа факторов вымирания, поисков его причин. При подобном пассивном отношении к важнейшим проблемам истории жизни нам никогда не удастся разработать более совершенную геологическую хронологию.

Само собой понятно, что при нынешнем состоянии науки в наших рассуждениях о причинах вымирания значительное место будет принадлежать гипотетическим построениям.

В этом разделе мы попытаемся проследить важнейшие события вымирания в различных группах беспозвоночных.

Приступая к выполнению этой задачи, прежде всего отметим, что мы не будем стремиться к рассмотрению явлений вымирания всех основных таксонов, хотя в истории каждой крупной группы можно найти материал, касающийся процессов и причин вымирания входящих в нее основных систематических единиц. Эта книга, посвященная проблеме вымирания форм и их групп, отнюдь не претендует на исчерпывающий разбор всех известных случаев исчезновения основных таксонов.

Здесь вполне достаточно разобрать отдельные яркие примеры, на которых можно убедительно показать те пути, по каким следует искать объяснения этих процессов.

Итак, равномерное освещение событий вымирания в историческом развитии всех крупных групп беспозвоночных тоже, по нашему мнению, едва ли было бы уместно в этой книге. Нам представлялось целесообразным выбрать некоторые группы, интересные с этой стороны. Это, во-первых, таксоны, наиболее важные для научного объяснения причин особенно широко известных и показательных случаев вымирания, например вымирания на границе мезозойской и кайнозойской эр, которое столь часто привлекается для заведомо неправильных, с нашей точки зрения, толкований причин этого события. Во-вторых, мы сочли нужным остановиться на некоторых широко известных группах, которые некогда занимали господствующее положение, а после исчезли или сохранились, в сущности, как реликты; таковы, например, трилобиты, плеченогие и граптолиты.

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ В КЛАССЕ ТРИЛОБИТОВ

Трилобиты — один из тех немногих крупнейших таксонов ископаемых животных, которые на всем протяжении своей палеобиологической летописи обладали скелетом, способным частично или полно сохраняться в ископаемом состоянии. Впрочем, возможно, что какие-то древнейшие трилобиты, предки палеозойских форм, жившие в докембрийские времена, не обладали таким скелетом. Трилобиты были всегда обитателями морей и преимущественно бентонными животными; лишь очень немногие из них, по мнению некоторых исследователей, являлись планктонными формами. Трилобиты — животные, достигшие своего расцвета в очень древние времена. В отложениях нижнего кембрия — это наиболее обильно представленная группа. Известно множество видов трилобитов, и, несмотря на неполноту геологической летописи, панорама их исторического развития менее дефективна, чем можно было бы ожидать на основании характера панциря

этих животных. Их тонкие покровы по своему составу близки к хитинозной кутикуле других членистоногих. Минерализированными и твердыми были дорсальный покров тела (панцирь) и отдельные участки вентрального покрова. В этих частях покровов внутренние слои кутикулы были импрегнированы известковыми солями — карбонатом, фосфатом, как у многих ныне живущих ракообразных. P_2O_5 может составлять до 30% всего вещества экзоскелета. Такая минерализация придавала панцирю большую жесткость и делала его способным к сохранению в ископаемом виде. Толщина минерализованного скелета, по имеющимся данным, колеблется от 0,07 *мм* до 0,5 *мм* (Гаррингтон, 1959б, стр. 85). Н. Е. Чернышева (1960, стр. 19) отмечает, что толщина панциря, который «состоит из хитина, пропитанного углекислой и иногда частично фосфорнокислой известью», не зависит от размеров животного. И вот, несмотря на преимущественно хитинозный панцирь, во многих случаях весьма тонкий, ископаемые остатки трилобитов сохранялись до нашего времени очень часто, иногда с тончайшими деталями морфологического строения и даже с придатками, антеннами, конечностями, на наружных ветвях с длинными ворсинками. Конечности, хрупкие и маленькие образования, сохранялись, понятно, чрезвычайно редко, но они известны из отложений разного возраста, начиная с кембрия (Чернышева, 1960, стр. 28).

Итак, несмотря на определенное преобладание органического вещества в составе наружного скелета (не сохранялась лишь оболочка, покрывавшая вентральную сторону, «вероятно, состоявшая из нехитинозного и неминерализованного мясистого вещества») (Шрок, Твенхофел, 1953, стр. 579), остатки трилобитов, включая самых древних, нижнекембрийских, могли сохраняться в ископаемом состоянии в общем не хуже, чем, например, раковины двустворчатых и головоногих моллюсков мезозойской и кайнозойской эр, а в некоторых отношениях иногда даже лучше. Это, по нашему мнению, указывает на то, что в палеозое и, быть может, особенно раннем палеозое существовали неповторимые биотические условия, способствовавшие сохранению остатков трилобитов. Способы сохранения некоторых современников трилобитов в нижнем палеозое, например беззамковых плеченогих и граптолитов, подтверждают только что сказанное. Все это делает трилобитов благодарным объектом для изучения явлений вымирания.

С этой точки зрения имеют большое значение основные черты «узора» филогенетического развития класса. Общий характер рисунка хорошо показан на схеме Шрока и Твенхофела (рис. 4), на которой отражено расширение к концу кембрия, а затем постепенное угасание к концу перми. Никаких взрывов, которые можно было бы связать с какими-либо периодами орогенеза или

другими стремительно развертывавшимися событиями в истории земного шара и космоса! Приблизительно такую же картину дает схема, составленная А. Г. Мюллером (рис. 5). З. Шпинар (1960) приводит данные о численности родов и видов по устаревшим сведениям В. Гольдринг, но и такие подсчеты дают некоторое представление о количественных соотношениях между фаунами трилобитов различных периодов палеозоя. Всего, по данным Гольдринг (1950), известно 400 родов и 3000 видов трилобитов. Из них на долю кембрия приходится около 200 родов и 1000 видов, в ордовике найдено около 150 родов и 1200 видов, в силуре — до 40 родов и около 600 видов, в девоне — около 40 родов и 200 видов. Приблизительно 12 родов дожило до карбона, а до перми — лишь одно семейство. Для того чтобы должным образом оценить многочисленность родов и видов в кембрии, надо иметь в виду, что как древнейшая система кембрий обнажен на меньшей площади, чем более поздние системы палеозоя. Он испытал больше геологических потрясений, разрушавших фоссиленосные породы, чем более молодые системы. Это значит, что в действительности численное превосходство кембрийских и раннеордовикских форм над формами более поздних периодов было выражено гораздо резче, чем это представляется на основании приведенных данных.

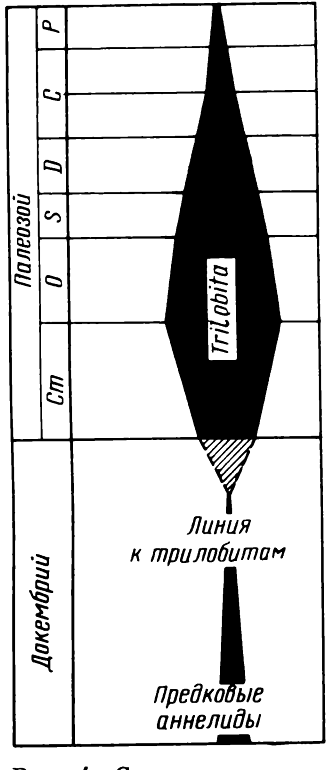


Рис. 4. Схема, показывающая общий ход развития класса трилобитов (по Шроку и Твенхофелу)

Вопрос о причинах вымирания трилобитов нередко привлекал к себе внимание исследователей. Он решается учеными по-разному. Некоторые из них предпочитают идею постепенного угасания эволютивного потенциала в течение исторического развития этого класса. Такого мнения придерживается, например, С. Дж. Стаблфилд (1960, стр. 159).

П. Юпэ (1953) не отвергает таких причин вымирания в истории трилобитов, как перемещение климатических зон, миграции или элиминации морских течений, географические изменения, которые вызывались последовательными орогенезами, с открытием или закрытием путей прохореза и т. п. Однако этот ученый думает (там же, стр. 166), что расовое старение «в конечном счете играло, по-видимому, гораздо более важную роль, чем все другие факторы, взятые вместе». Юпэ отмечает, что многие

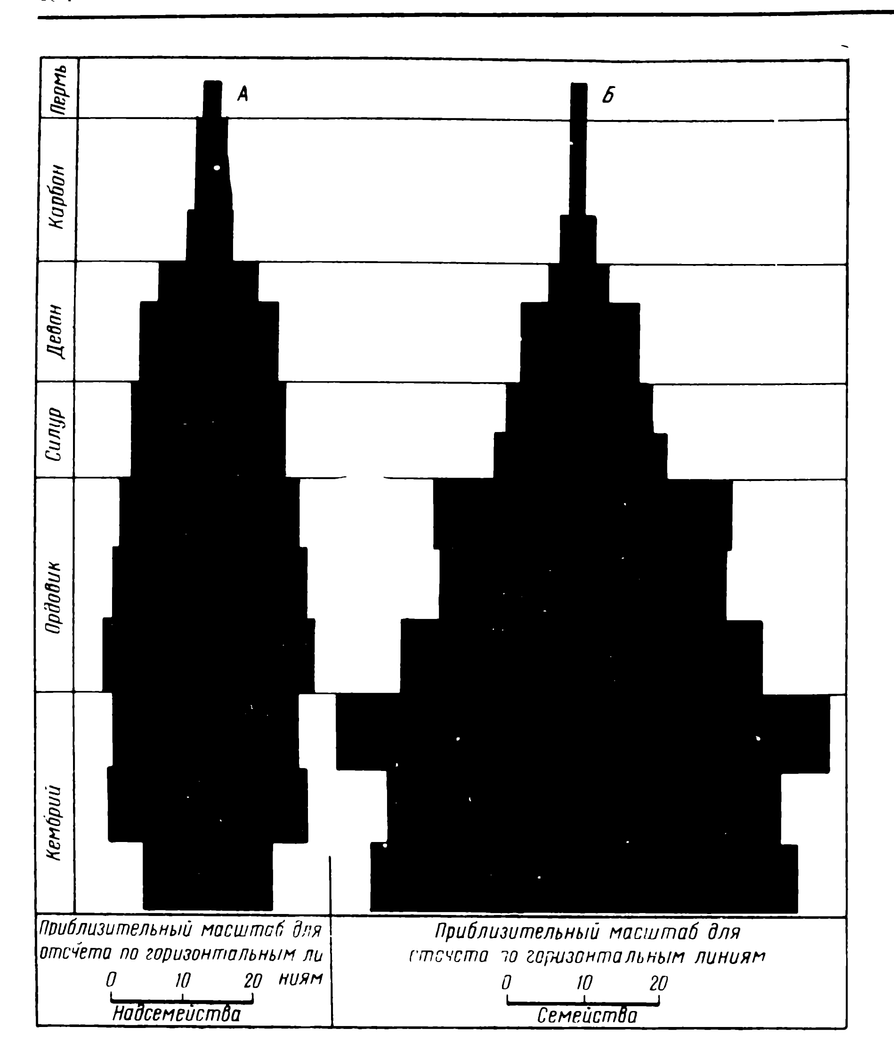


Рис. 5. Схема численного и хронологического распределения основных групп трилобитов

А — 24 надсемейства; Б — 43 семейства (по Мюллеру, упрощено)

события вымирания трилобитов сопровождались такими морфологическими изменениями, как исчезновение рельефных элементов на панцире или, наоборот, развитие чрезмерной орнаментации, хотя причины таких преобразований остаются неизвестными. Частичная неотения, которая, несомненно, была причиной омоложения и диверсификации филогенетических ветвей, становясь чрезмерной, тоже должна была, по Юпэ, вызывать быстрый упадок семейств. Дополнительными причинами вымирания Юпэ считает неблагоприятные признаки, которые возникали у пред-

ставителей этого класса: слепота, анкилоз экдизиальных швов, гипертелии и др.; эти признаки, быть может, были тоже связаны с неотенией.

Шрок и Твенхофел (1953, стр. 603) отмечают, что палеонтологов часто спрашивают, почему такая мощная, жизнеспособная и разнообразная группа, как трилобиты, которые обладали защитным покровом, широким диапазоном приспособленности, были представлены разнообразными формами и многочисленными популяциями, так быстро стали клониться к упадку после весьма экстенсивного развития в кембрии и ордовике? По словам авторов, этот вопрос еще не получил удовлетворительного ответа. Однако они считают нужным — и вполне справедливо — отметить, что трилобиты были хорошо приспособлены к среде, где еще отсутствовали подвижные формы, как рыбы. Возможно, как думают авторы, упадку способствовали «каннибалистические родичи». Одним из факторов вымирания трилобитов могли быть гигантские ордовикские головоногие. Однако резкий упадок родов и видов, совпадающий с появлением рыб, представляет, по Шроку и Твенхофелу, сильный довод в пользу признания причинной связи между этими двумя процессами. Действительно, после девона трилобиты были редки и лишь немногие — менее дюжины родов — «обобщенные формы», по выражению этих авторов, перешли из карбона в пермь.

В поисках причин вымирания трилобитов следует иметь в виду, что среди родов этого класса было много космополитических,имеющих ведущее значение для межконтинентальной стратиграфической параллелизации. Другие менее широко распространенные роды очень ценны для сопоставлений и определения геологического возраста, для стратиграфической параллелизации внутри материков или провинций. Трудно, конечно, представить себе, что космополитические и даже региональные роды могли вымереть всецело вследствие геологических событий более или менее ограниченного значения.

Пытаясь познать причины вымирания трилобитов, мы должны рассматривать не только окончательное их вымирание в пермском периоде, но и события исчезновения отдельных групп на протяжении всей истории этого класса.

Мы высказали мнение о причинах вымирания трилобитов в «Курсе палеонтологии» (1949, стр. 386). Считаем возможным воспроизвести это место упомянутой книги. «Не касаясь причин и обстоятельств вымирания отдельных форм в отдельных областях, мы можем сказать, что общей причиной вымирания трилобитов было, несомненно, вытеснение их другими организмами, развивавшимися в течение палеозоя и жившими в морях. К числу таких врагов и конкурентов рассматриваемого класса надо отнести прежде всего различных головоногих, бесчелюстных пан-

цирных рыб, а также древнейших челюстных рыб. Все эти группы появились после трилобитов, и все они имели те или иные преимущества перед трилобитами. Многие из них, в особенности же челюстные рыбы, несомненно не только конкурировали с трилобитами в отношении захвата местообитаний и овладения запасами пищи, но и истребляли и пожирали их. Этим и другим более совершенным своим младшим современникам трилобиты уступали по основным чертам строения. Действительно, строение трилобитов обнаруживает ряд признаков несовершенной, низкой организации. Наружный скелет у них оставлял без защиты нижнюю сторону тела. Не было органов, специально приспособленных для нападения и защиты, как клешни, какими обладали другие членистоногие. Челюстной аппарат был слабый. Форма тела — приплюснутая и широкая — препятствовала развитию быстрой активной локомоции. Конечности были малы и слабы. Передвижение трилобитов (хождение, ползание, плавание) было всегда медленным, совершенных органов управления движением не было. Нахождение желудка в области головного щита затрудняло развитие важных органов чувств и нервной системы». Достоверность сведений о пищеварительном тракте трилобитов вызывает сомнения у отдельных специалистов. Тем не менее, по всей вероятности, под глабеллой находился желудок, переходивший в кишечник, который лежал под рахисом (осевой частью) туловища и хвостового щита (рис. 6). К числу компонентов морской фауны, «враждебных» трилобитам, принадлежали, конечно, кроме перечисленных, и другие животные, например, из того же типа членистоногих.

Во всяком случае, общий ход исторического развития класса трилобитов совершенно исключает возможность катастрофических абиотических факторов их вымирания. В целом он испытывал постепенное угасание, которому подвергались и таксоны космополитического распространения. Исчезновение отдельных таксонов на протяжении всего «века трилобитов» тоже зависело, прежде всего, от взаимоотношений внутри биоса, так же как замещение архаических групп более совершенными, испытавшими восходящее развитие.

Панцирь трилобита в общем лучше отражает строение живого тела, чем, например, раковина моллюска. Не говоря уже о таких моллюсках, как брюхоногие, у которых раковина—немногим более, чем жилище, где находится или куда втягивается мягкое тело, даже у головоногих раковина сама по себе не дает адекватного представления о важнейших органах моллюска. У трилобитов же дело обстоит несколько иначе: их ископаемые остатки при достаточно углубленном изучении позволяют исследователям судить о функциях и биологическом значении некоторых элементов строения. Панцирь в значительной мере отражает форму

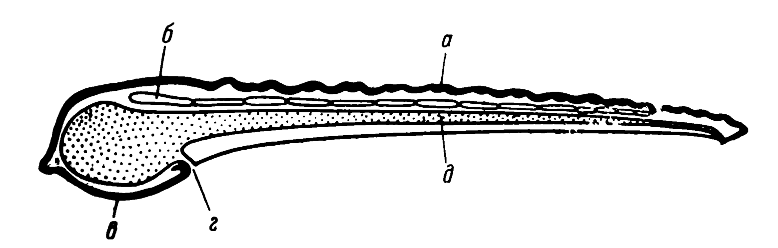


Рис. 6. Продольный разрез трилобита *Ceraurus pleurexanthemus*

а — спинной щит; *б* — сердце; *в* — гипостома; *г* — рот; *д* — пищеварительный канал (по Реймонду)

самого тела и некоторых его частей. Несмотря на древность всей группы палеонтологи имеют сведения о строении органов захвата пищи, пищеварения, передвижения по дну и плавания. Отметим здесь две особенности, историческое развитие которых показывает эволюционный прогресс от древнейших примитивнейших форм к более высоко организованным. Мы выбрали эти две особенности не потому, что они являются важнейшими, а потому, что их развитие сравнительно легко, наглядно прослеживается в филогенезе трилобитов и показывает, почему могли выжить одни из групп, когда другие должны были вымереть.

Первая из этих особенностей — отсутствие у одних и присутствие у других лицевого шва. Лицевой шов — особенность, хорошо видимая у многочисленных форм этого класса. Относительно функционального значения лицевого шва, по-видимому, не может быть сомнений. В течение онтогенеза каждая особь периодически сбрасывала свой жесткий панцирь, не способный увеличивать поверхность в процессе роста. Но линька в известной мере — критический момент в жизни особи: когда под старым панцирем растущей особи подготовился новый, более молодой и лучше соответствующий размерам и конфигурации тела, его наружным покровам, лежащим под панцирем, животное выигрывает от ускорения процесса линьки. Быстрое сбрасывание панциря особенно важно в области глаз: все трилобиты первоначально были зрячими животными, жизнедеятельность которых зависела от исправного функционирования зрительных рецепторов. Этому служил лицевой шов, который всегда примыкал к глазу и обеспечивал максимально быстрое освобождение этой части животного от старого панциря. У древнейших трилобитов явственного лицевого шва не было. Это формы той группы, которая фигурирует под разными названиями: надсемейство Olenelloidea (Юпэ, 1953; Суворова, 1960), отряд Protoparia (Суиннер-

тон, 1915), отряд Olenellida (Шрок, Твенхофел, 1953), подотряд Olenellina отряда Redlichiida (Гаррингтон, 1959а). Сюда принадлежат характернейшие трилобиты нижнего кембрия. У всех этих форм лицевой шов еще отсутствует или, как неудачно выражаются некоторые авторы (Гаррингтон, 1959а, стр. 190), «лицевой шов у них анкилозирован». Некоторые исследователи, видимо, не придают особого таксономического значения данному признаку. Например, Н. П. Суворова (1960, стр. 62) в диагнозе надсемейства Olenelloidae отмечает: «Лицевые швы длинные,

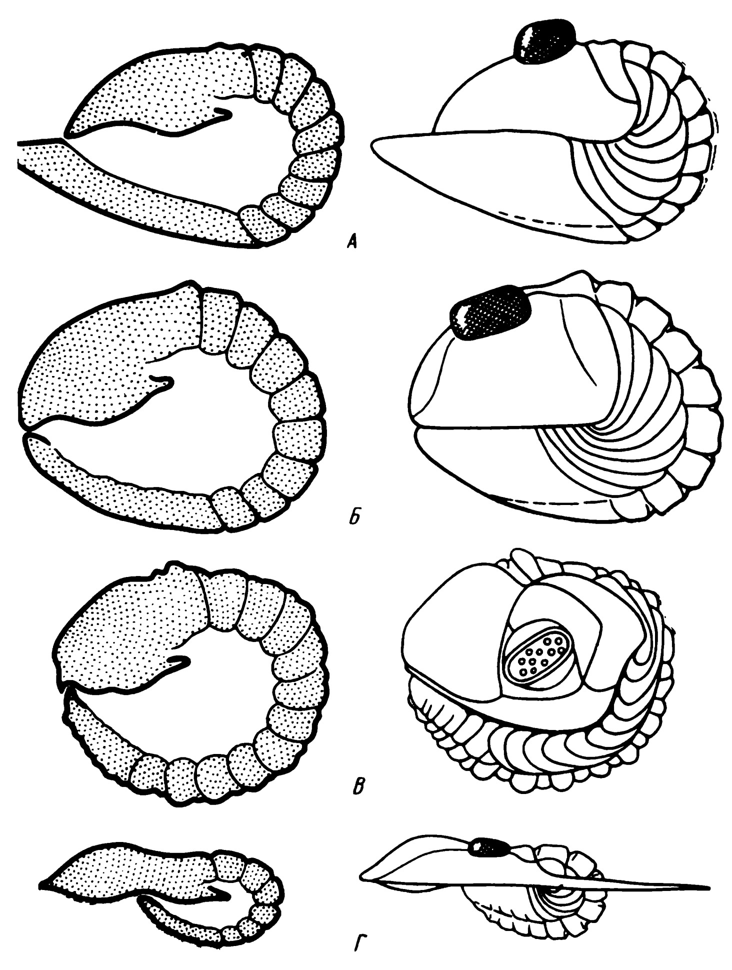
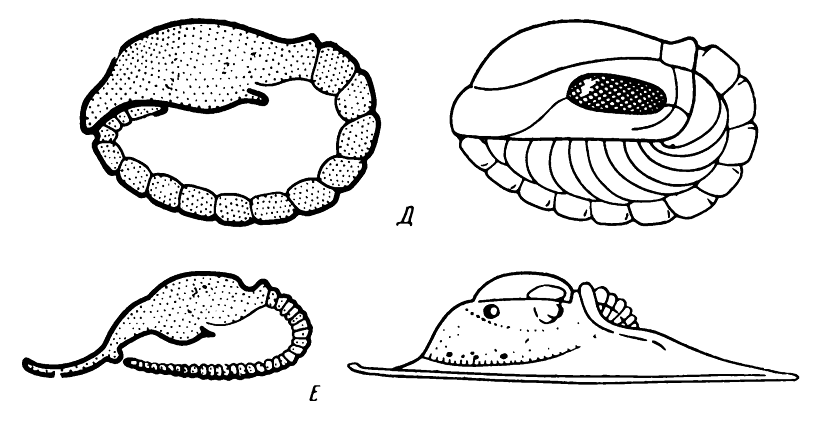


Рис. 7. Различные способы свертывания трилобитов

А — Г — виды сфероидального свертывания: *А* — *Pseudomegalaspis formosa*; *Б* — *Asaphus uplandicus*; *В* — *Eocryphops kayseri*; *Г* — *Phillipsella parabola*;

сливШиеся, редко выраженные». Следовательно, этот автор допускает, что у одних форм данного надсемейства лицевые швы выражены, а у других не выражены или отсутствуют. Напротив, Ф. Разетти (1952) считает неправильным включение в этот таксон (понимаемый им как отряд) каких-либо родов с хорошо развитым лицевым швом. Вопрос о том, какое таксономическое значение должно быть приписано наличию или отсутствию лицевого шва и степени его развития, не должен быть предметом обсуждения в этой книге. Если этот шов, как, очевидно, думают некоторые исследователи, совершенно независимо развивался в отдельных филогенетических линиях, что представляется нам вполне вероятным, то это лишь подчеркивает его адаптивную ценность в разнообразных условиях существования. Особенно важно, что формы, у которых еще не был развит лицевой шов, существовали лишь в раннем кембрии и вымерли, очевидно, до наступления среднекембрийской эпохи. Отсюда мы вправе заключить, что формы, обладавшие лицевым швом, имели определенное биологическое преимущество перед бесшовными трилобитами.

Другая черта, на которую мы хотели бы обратить внимание читателя,— способность многих трилобитов к свертыванию. Эта способность широко распространена среди трилобитов. Ее изучал еще И. Барранд, который даже различал три способа свертывания трилобитов. Это подразделение употребляется и нынешними исследователями (Гаррингтон, 1959б; Шпинар, 1960). Считаем нелишним воспроизвести рисунки Гаррингтона, показывающие, как свертывались трилобиты (рис. 7). При сфероидальном свертывании, если оно является полным, завершенным, пигидиум соприкасается с цефалоном, и все животное принимает шаро-



Д — двойное свертывание *Ellipsocephalus polytomus*; *Е* — дискоидальное свертывание *Harpes macrocephalus* (по Гаррингтону)

образную форму. Уязвимая вентральная сторона с ее сравнительно мягкими придатками, таким образом, защищена свернутым верхним щитом. Однако различают четыре вида сфероидального свертывания в зависимости от особенностей контактирования пигидиума с цефалоном. Различия между ними показаны на рис. 7, *А — Г*. Тип двойного свертывания характерен для некоторых примитивных микропигидиальных кембрийских трилобитов, у которых форма пигидиума резко отличается от формы цефалона: задние торакальные сегменты сгибаются вместе с пигидиумом, а далее основная часть торакса свертывается как при сфероидальном типе (рис. 7, *Д*). Третий, дискоидальный, тип характерен для некоторых прогрессивных микропигидиальных и изопигидиальных форм: торакс складывается пополам, подобно закрытой книге (рис. 7, *Е*).

Плотное замыкание панциря при свертывании имело, конечно, значение защитного приспособления. Оно развивалось в отдельных филогенетических линиях по-разному, и это уже недвусмысленно говорит о селективной ценности такого механизма. Способность свертывания была развита преимущественно у геологически сравнительно молодых форм. У таких форм пигидиум по своей величине и очертанию был похож на цефалон. У древнейших трилобитов пигидиум был ничтожно мал (микропигидиальные формы) или почти отсутствовал. В дальнейшем процессе эволюции он увеличивался. Происходила так называемая каудализация («развитие хвостового отдела»). Тот факт, что среди трилобитов часто наблюдается развитие от микропигидиальных форм к макропигидиальным и к формам, у которых пигидиум по величине и очертанию становился сходным с цефалоном, показывает, что этот эволюционный процесс имел важное приспособительное значение. Эта каудализация, вероятно, открывала возможность более быстрых движений при плавании, но здесь мы подчеркнем, что защитное значение свертывания сильно возросло с переходом от микропигидиального состояния к макропигидиальному. Наиболее совершенным было, по-видимому, сфероидальное свертывание. Удивительная «подогнанность» в строении головного и хвостового щитов, по словам Н.Е. Чернышевой (1960), обеспечивала возможность плотного замыкания краев этих щитов при свертывании животного. «Большинство трилобитов,— пишет Чернышева (там же, стр. 31),— обладали способностью свертываться. В процессе длительной борьбы за жизнь постепенно возникли разнообразные и рационально построенные приспособления, играющие роль замков при свертывании».

Формы, совершенно лишенные способности свертывания, вымерли еще в конце нижнего кембрия. Их места заняли трилобиты, способные к свертыванию и обладавшие, конечно, еще други-

ми преимуществами. Эти преимущества имели наибольшее значение в выживании видов при отношениях конкуренции с другими животными и при преследовании трилобитов хищниками, число которых все возрастало, а вооружение совершенствовалось.

Стаблфилд (1960) находит, что Olenellacea вымерли в конце раннего кембрия, быть может, вследствие давления естественного отбора, который действовал в пользу групп, появившихся в поздней части раннего кембрия и продолжавших эволюировать в среднем кембрии. Эти конкуренты оленеллацей характеризуются следующими признаками, дававшими им некоторые преимущества перед только что названной группой более древнего присхождения и менее совершенной: протасписами с твердым экзоскелетом, большей степенью каудализации и механизмом линьки при участии соответственно функционировавшего лицевого шва. Эти группы (Bathynotecea, Corynexochacea, Ellipsocephalacea, Redlichiacea), судя по самым древним их членам, представлены высоко дифференцированными трилобитами, и, по словам Стаблфилда, можно предполагать, что их экдизиальные швы возникли одновременно с развитием твердых наружных скелетов; это произошло либо у представителей данных групп, либо у их предков. Вполне вероятно (и это соответствует, очевидно, представлениям Стаблфилда), что раннекембрийские трилобиты не происходят от предков, уже имевших наружный скелет; можно допустить, что большинство раннекембрийских трилобитовых групп биологически дифференцировалось еще до приобретения твердых скелетов; если это так, то различные типы цефалических швов произошли независимо друг от друга.

Таким образом, в этом крупном таксоне некоторые основные адаптивные признаки возникли в порядке параллельной эволюции.

В биоценотической обстановке, создавшейся на границе перми и триаса, выживание трилобитов стало совершенно невозможным. Быть может, кое-какие реликтовые популяции немногих видов жили еще в начале триаса, но шансы сохранения их остатков в ископаемом состоянии были, разумеется, ничтожно малы.

Сделанный нами краткий обзор показывает, что никакие события на Земле и в космосе, кроме событий в процессе развития морского биоса, не могли вызвать всесветного вымирания трилобитов. А прогрессивная эволюция органического мира океанов и морей не только могла, но и должна была вести к вытеснению этих форм, архаичных и примитивных по самым существенным чертам строения, физиологической жизнедеятельности и поведения.

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ ГРАПТОЛИТОВ

При изучении закономерностей и причин вымирания, нам кажется, особого внимания заслуживают граптолиты. Вообще говоря, для этой цели наиболее интересными являются, по нашему мнению, группы, удовлетворяющие некоторым основным требованиям. Прежде всего, необходимо, чтобы группа, намечаемая к рассмотрению с этой стороны, была достаточно обильно представлена в ископаемом состоянии. Если ископаемые группы встречаются исключительно редко, то нам очень трудно прослеживать ее палеобиологическую историю. Некоторые очень интересные, с филогенетической точки зрения, таксоны известны лишь из одного-двух местонахождений и иногда только в 1—2 экз. Такая группа не может оказаться особенно благодарным объектом для изучения процессов вымирания. Затем, ценный материал для изучения с указанной точки зрения представляют группы, известные не из одного геологического горизонта, а из нескольких или многих последовательных горизонтов. Далее, изучение процессов и условий вымирания облегчается обилием остатков представителей исследуемой группы. Всем этим условиям удовлетворяют граптолиты. Они представляли собой важный компонент морской фауны и известны из ряда последовательных горизонтов в древнепалеозойских отложениях пяти материков.

А. М. Обут (1964) разработал схему зонального расчленения ордовика и силура СССР по граптолитам. В ордовике он различает 19, а в силуре 22 зоны. «Стратиграфические зоны Советского Союза по граптолитам, — утверждает он (там же, стр. 299),— хорошо сопоставляются с граптолитовыми зонами других стран — Швеции, Норвегии, Англии, Чехословакии, Германии и США». В Великобритании различают по граптолитам 15 зон в ордовике и 22 в силуре (Ниверсон, 1955). В США Р. Рюдеман (1947) выделяет 19 или 20 ордовикских зон по граптолитам, роды которых в значительной мере представляют ту же хронологическую последовательность,что и в Великобритании. Это, безусловно, весьма важный факт, имеющий огромное значение для разработки проблемы вымирания. Граптолиты самого раннего ордовика имеют, по У. Б. Н. Берри (1962), локальный характер. После среднего ордовика многие виды и большинство родов становятся космополитичными. Силур был, по-видимому, временем распространения форм, наилучше приспособленных к планктонному образу жизни.

Правда, граптолиты встречаются преимущественно в особых фациях — темных сланцах, где другие ископаемые остатки отсутствуют или редки. Но зато они присутствуют там в больших количествах. Фации, к которым приурочены граптолиты, каза-

лось бы, представляют собой исключительное явление: это осадки бассейнов, где не было или было мало донной фауны. Некоторые исследователи сопоставляют граптолитовые фации с осадками относительно глубоководных частей Черного моря, где сероводородное отравление препятствует развитию донной жизни. Однако огромное распространение граптолитоносных сланцев в ордовике и силуре разных материков говорит за то, что зоны морей, где жили граптолиты, не представляют собой аналогии зон внутренних морей с сероводородным отравлением — граптолитоносные осадки в те времена, когда существовали эти организмы, имели колоссальное распространение по всему земному шару.

Еще одна характерная особенность граптолитов: их наружные скелеты состояли сплошь из органического, «хитиноподобного», вещества, и все же они очень хорошо сохранились до наших дней.

Безусловно примечательно, что граптолиты хорошо сохранялись в ископаемом состоянии. Наружный скелет их представлял кожистую оболочку, или перидерму, целиком состоявшую из органического вещества, которое до недавнего времени считали хитиноподобным. Правда, в большинстве случаев граптолит сохраняется в виде уплощенного углистого ископаемого, но было установлено присутствие остатков «хитина» (Крафт, 1926). Открытие сохранившегося органического вещества «хитина» П. Крафт считает в высшей степени поразительным результатом, учитывая огромное время, истекшее после силурийского периода. Это, по словам Рюдемана (1947), еще более изумительно, если мы учтем толщину всей перидермальной стенки, которая составляет, по измерениям У. Солласа (1893), всего лишь 0,0025 *мм*.

Р. Козловский (1966) обратил внимание исследователей на то, что скелеты граптолитов, вопреки широко распространенному мнению, не хитиновые, а состоят из протеиновых веществ, аналогичных тем, которые входят в состав ценеция у Cephalodiscoidea. При этом автор ссылается на исследования М. Ф. Фукар (1964), которая пришла к выводу, что в скелетах граптолитов, подобно таковым *Caphalodiscus*, совершенно отсутствует хитин и содержатся аминокислоты, как гликоколь, глютаминовая кислота, аспарагиновая кислота, аланин и др. На этом основании Фукар сделала заключение, что состав скелета граптолитов не препятствует сближению их с птеробранхиями. Это открытие Козловский считает дополнительным и существенным свидетельством в пользу связи между граптолитами и крыложаберными.

По словам М. Ф. Фукар и Ш. Женио (1965), попытка изучения химической природы граптолитов и птеробранхий была «рискованным предприятием», так как нельзя быть a priori уверенным, что остатки граптолитов содержат еще в неизменном виде

органические вещества экзоскелета этих организмов. Перед исследователями стояли большие технические трудности, зависящие от малой величины организмов, а также необходимости выделения остатков в достаточном количестве и чистом состоянии, без посторонних примесей. В конце концов было получено три образца граптолитов, тщательно изолированных и очищенных, и два образца крыложаберных различных видов. Первый образец граптолитов состоял из *Pristiograptus gotlandicus* и *P. dubius*, извлеченных из известковой конкреции Бардо (силур), второй из представителей Monograptidae и Retiolitidae из мергелистого известняка эрратического валуна (силур). Эти образцы были получены Фукар от Козловского. Третий образец представлял собой обломки *Climacograptus typicalis*, извлеченные из известняка, полученного из Огайо (ордовик). Из крыложаберных анализу подверглись преимущественно *Cephalodiscus inaequalis* и *Rhabdopleura* sp.

Большинство ученых, как отмечают Фукар и Женио (1965), считало несомненным, что экзоскелет у граптолитов был хитиновый. Поэтому эти аналитики в первую очередь предприняли поиски хитина в скелетных образованиях граптолитов и крыложаберных. Оказалось, что исследованные образцы лишены хитина. Не обнаружилось в них также и целлюлозы; количество других глюцидов оказалось очень незначительным. В состав ценеция цефалодискуса входит значительное количество протеинов, которые представлены чрезвычайно высоким процентом гликоколя. Что же касается граптолитов, то в них обнаружены небольшие количества аминокислот. Общие количества различных аминокислот из трех образцов различного происхождения и различного геологического возраста очень близки друг к другу. Такие результаты исследователи считают достоверными. Подобно склеропротеинам ископаемого перламутра, протеины граптолитов характеризуются своей высокой резистентностью, особенно же высоким содержанием трех аминокислот — гликоколя, серина и аланина.

Таким образом, в трех различных образцах граптолитов обнаружилось присутствие типичных склеропротеинов, и в них не оказалось ни хитина, ни глюкозамина. Но хитин считается одним из наиболее резистентных органических веществ, так как он обнаружен в раковине кембрийского Hyolithellus (Карлайсл, 1964). Поэтому авторы думают, что в теке граптолитов не было образований хитинозного характера. Биохимические признаки экзоскелета граптолитов не противоречат, по Фукар и Женио, признанию близости между граптолитами и птеробранхиями в соответствии с концепцией Козловского.

Результаты только что упомянутых биохимических исследований, как и филогенетические выводы Козловского, имеют-

на наш взгляд, большое значение для понимания факторов и закономерностей вымирания.

Во-первых, эти работы показывают, что в очень древних отложениях не моложе нижнепалеозойского возраста, как правило, сохраняются экзоскелеты животных, состоящие из различных органических веществ. Это один из тех знаменательных фактов, которые указывают на то, что деструктивная деятельность всевозможных пожирателей живых и мертвых организмов в те времена была значительно слабее, чем в последующие геологические периоды.

Во-вторых, исследования палеобиолога Козловского, с одной стороны, и палеобиохимиков Фукар и Женио, с другой, говорят в пользу родственной связи между такой чисто палеозойской группой, как граптолиты, и ныне живущими крыложаберными. Возможных общих предков граптолитов и птеробранхий надо искать, по Козловскому (1966), в нижнем кембрии. Может показаться странной такая живучесть родичей граптолитов; примечательно также, что птеробранхии не найдены в постпалеозойских отложениях. Однако палеобиология дала нам уже немало примеров подобного рода: в определенных условиях среды выживают и сохраняются до наших дней в виде своеобразных реликтов группы, некогда имевшие более широкое, чем теперь, распространение.

Не будем здесь рассматривать причины поразительной сохранности экзоскелетов граптолитов; этот вопрос затронем несколько дальше. Заметим лишь, что для тех отдаленных времен сохранение хитиновых и роговых скелетов не было исключительным явлением; об этом свидетельствуют, кроме граптолитов, некоторые другие группы ископаемых организмов. Позже сохранение в ископаемом состоянии хитиновых или роговых скелетов, даже если они были более или менее импрегнированы минеральными веществами, например фосфорнокислой известью, стало чрезвычайно редким явлением. Но остатки граптолитов сохранялись в глинистых, а отчасти также в карбонатных, отложениях всюду и везде.

Мы обсудим вопрос о вымирании лишь одной группы — класса Graptoloidea. Класс Stereostolonata, куда входят все древовидные граптолиты и некоторые другие формы, изучен слабее, но, главное, история позднейших стереостолонат, а именно дендроидей девона и раннего карбона, известна пока весьма недостаточно. Обут (1964, стр. 299) отмечает наличие дендроидей в раннем карбоне, ссылаясь на Г. Убагса (1941), описавшего остатки дендроидных граптолитов из черного мрамора нижнего визе Бельгии. Рюдеман (1947) приводит четыре вида дендроидей из нижнего карбона. Имеются также некоторые указания на наличие дендроидей в нижнем карбоне Великобритании. Однако эти в общем довольно скудные данные не дают сколько-нибудь яс-

ного представления о заключительной части геологической летописи дендроидей.

Класс Graptoloidea — О. М. Булмэн (1955) приписывает этому таксону ранг отряда,— по нашему мнению, заслуживает пристального внимания исследователей, занимающихся выяснением причин вымирания органических форм вообще.

Рассмотрим мнения различных ученых о причинах вымирания граптолоидей. Не будем касаться заведомо идеалистических толкований этого исторического процесса: они разбираются нами в одной из предыдущих глав, где, как мы надеемся, им дана справедливая научная оценка. Они отвергаются нами полностью.

Рассмотрим сначала те гипотезы о причинах вымирания граптолитов, которые придают первенствующее значение геологическим преобразованиям земной коры и изменениям земной поверхности. Однако, прежде всего, заметим, что, как бы мы ни объясняли вымирание в этой группе животных, для освещения причин этого процесса нужно учитывать не только экологические, но и тафономические данные; это будет ясно из дальнейшего.

«Самыми благоприятными для жизни и особенно для размножения планктонных и эпипланктонных форм, — пишет Обут (1964, стр. 291),— являлись ареалы отложения глинистых илов, распространенных у плоских, пологих берегов лагунной зоны и в областях развития дельт крупных рек, медленно стекавших с пенепленизированной поверхности суши. Такие глинистые илы были богаты продуктами разложения органических веществ, большая часть которых принадлежала, по-видимому, растительному и животному микропланктону. Планктон или детрит, образовавшийся вследствие отмирания микропланктона, очевидно, и служил пищей для граптолитов... Вместе с остатками граптолитов в них (в глинистых осадках.— *Л. Д.*) встречаются хиолиты, тентакулиты, раковины беззамковых брахиопод, остракод, филлопод, остатки панцирей и шипов филлокарид, панцирей слепых форм трилобитов-илоедов, следы ползания гастропод и жизнедеятельности червей. Из остатков свободноплавающих форм часто встречаются мелкие раковины ортоцераконов... В известняках остатки граптолитов иногда встречаются вместе с кораллами, конуляриями, брахиоподами, тентакулитами, морскими лилиями, трилобитами и другими представителями карбонатных фаций... Планктонные и эпипланктонные граптолиты могли довольно быстро перемещаться морскими течениями на значительные расстояния. Примером могут служить остатки колоний многих видов, характерные для очень узких стратиграфических горизонтов в Европе, Азии, Северной Африке, Северной и Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии». Ссылаясь на Л. Б. Рухина (1960), Обут добавляет (там же): «Во всяком случае сле-

дует еще иметь в виду и предположение, что палеозойские моря могли не отличаться такой дифференциацией глубин, какая наблюдается в современных морях в результате альпийских дизъюнктивных дислокаций».

Экология граптолитов — захватывающе интересная область палеобиологических исследований. Однако для ее серьезного рассмотрения с анализом фактического материала и обстоятельной оценкой существующих воззрений надо было бы написать, по нашему мнению, целую книгу. Несмотря на наличие различных мнений по данному вопросу, некоторые положения можно считать достаточно хорошо обоснованными; их мы и должны учитывать при попытке выяснить причины вымирания форм в классе граптолоидей. Эти положения сводятся к следующему.

1. Граптолоидеи были широко распространенными морскими животными в ордовике и силуре, после которого они, судя по имеющимся данным, вымерли, правда, не сразу, а довольно постепенно (о выживании граптолоидей после силура будет сказано несколько дальше).

2. Граптолоидеи вели преимущественно эпипланктонный (псевдопланктонный) и планктонный образ жизни; лишь немногие из примитивных форм могли вести прикрепленный бентонный образ жизни.

3. Остатки граптолоидей встречаются преимущественно в черных глинистых сланцах, которые отлагались в относительно неглубоких частях морей, где отсутствовали или были очень малочисленны донные обитатели. Поэтому в черных граптолитовых сланцах остатки других животных относительно редки и принадлежат, в значительной части, не бентонным, а пелагическим животным.

4. То обстоятельство, что совместно с граптолоидеями в сланцах сохранялись лишь скудные остатки других животных или таких остатков вовсе не было, объясняется палеобиологами и геологами по-разному. Но едва ли можно сомневаться в том, что животная жизнь в таких биотопах была однообразна и относительно скудна, особенно на дне. Возможно, что места захоронения граптолоидей не всегда были биотопами, где они жили, но трудно думать, что остатки гибнувших колоний часто уносились на большие расстояния течениями.

Обут (1964) склонен объяснять вымирание в подтипе Graptolithina, к которому принадлежит класс Graptoloidea, преимущественно, если не исключительно, действием абиотических факторов. «В конце венлока,— говорит он (там же, стр. 298),— в результате усилений тектонических движений, вызывавших морские трансгрессии и регрессии, произошло значительное изменение соотношений в распространении глинистых, песчано-глинистых и карбонатных фаций. Вблизи возвысившихся бере-

гов, в бывших ареалах жизни и размножения граптолитов богатые органическими остатками и микроорганизмами глинистые илы сменялись грубыми терригенными осадками. В этих местах возникали зоны сильного морского прибоя, препятствовавшего развитию массы растительного планктона. Со стороны моря к берегам продвигались кораллы, брахиоподы, мшанки и другие характерные представители карбонатных фаций морского дна, пышно развившиеся в зонах прибоя и хорошей аэрации. Таким образом, произошло значительное расширение ареалов, неблагоприятных для развития и жизни граптолитов, и сильное сужение благоприятных для них ареалов. Это явилось **причиной исчезновения** в конце венлока, так же как и в ордовике, в первую очередь эпипланктонных разветвленных форм... Новое широкое распространение в начале лудлова глинистых илов, особенно в краевых частях геосинклиналей и крупных синеклиз, снова на некоторое время создало обстановку, соответствовавшую условиям существования граптолоидей. Но к этому времени их видовые комплексы были очень обеднены... В конце раннего лудлова появилось и вымерло несколько эпипланктонных форм семейства Linograptidae. После больших трансгрессий и регрессий моря во вторую половину лудлова и в течение цикла новых тектонических движений, резко и неоднократно изменявших границы морских бассейнов, очертания берегов и режим седиментации, сохранившиеся некоторые формы когда-то большого и многочисленного класса Graptoloidea вымерли полностью. В девоне снова широко распространились глинистые осадки в условиях седиментации, сходных с условиями, существовавшими в силуре. Но к этому времени остались только самые простые представители граптолитов — дендроидеи. В раннем карбоне они дали еще одну небольшую локальную вспышку в своем развитии... **и окончательно вымерли в это время вследствие резких и неоднократных изменений физико-географических условий, вызванных действием герцинского орогенеза»** (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

Итак, вымирание граптолоидей, да и всех граптолитов как в ордовике, так и в силуре Обут склонен объяснять изменениями физико-географических условий, вызванными орогенезом.

Впрочем, надо заметить, что этот автор указывает на некоторые преимущества граптолитов группы аксонофор перед граптолитами группы аксонолип. «Наличие виргулы и пневматофора, монолитность строения рабдосом, якорные приспособления у диплограптид, газовые вместилища в рабдосомах у сетчатых форм (семейства Hallograptidae и Retiolitidae) и некоторые другие элементы строения обеспечили лучшую приспособленность аксонофор по сравнению с приспособленностью представителей отряда Axonolipa к существованию в самых мелководных условиях и к перемещению морскими течениями» (там же, стр. 298). Естест-

венно предположить, что эти преимущества аксонофор перед аксонолипами должны были обусловить выживание первых и вымирание вторых; хотя автор и не высказывает эту мысль, она подсказывается только что приведенными его словами.

Некоторые авторы подчеркивают искусственность различения двух основных групп граптолоидей — Axonolipa и Axonophora (Шрок и Твенхофел, 1953). Однако Обут считает такое различение существенным и указывает на некоторые преимущества аксонофор перед аксонолипами. Нам кажется, что, если Axonolipa и Axonophora представляют собой две ступени, которые достигались различными филогенетическими ветвями, а это представляется наиболее вероятным, то это еще более четко подчеркивает значение данного направления развития: достигшие высшей ступени выживали, а не достигшие вымирали.

Довольно своеобразный и интересный вариант «тектонической» гипотезы вымирания граптолитов разработал немецкий специалист Г. Иегер (1959). Считаем нужным относительно подробно рассмотреть высказываемые им соображения о факторах вымирания; хотя мы не разделяем предлагаемое этим автором понимание причин исчезновения из летописи отдельных групп и, в конце концов, всех граптолоидей, думаем, что его мысли имеют определенное значение для освещения проблемы вымирания в целом.

Посмотрим сначала, как Иегер объясняет вымирание венлокских граптолоидей. Приблизительно на границе венлока и лудлова произошли, частично внезапно, изменения в составе граптолитовой фауны, по существу, в масштабе материка — в Польше, Тюрингии, Англии, Чехии, Скандинавии и других областях Европы. Почти всюду на этих территориях отмечается смена фаций на рубеже венлока и лудлова. Вымирание венлокских граптолитов, по словам Иегера, происходило, прежде всего, на указанной части Европы. «В мировом масштабе это, — как выражается автор (там же, стр. 66),— означает очень мало: речь идет о морском пространстве, сравнимом по величине с северной частью Атлантического океана между Исландией и Шпицбергеном, Гренландией и Скандинавией». Не трудно представить себе, что на таком участке вследствие климатических изменений исчезла характерная фауна. Более широкие выводы, по Иегеру, можно будет сделать лишь после того, как разрезы пластов, пограничных между венлоком и лудловом, будут послойно изучены и в других частях Земли. Автор отмечает, что «нельзя пренебрегать неорганическими (геологическими) процессами в палеонтологии — в данном случае причинным объяснением филогенеза» (там же, стр. 67). Они вызывают не только перемещения биоценозов, уменьшая, увеличивая и создавая жизненные пространства, они вынуждают группу организмов ограничивать область своего

распространения и, в конечном счете, исчезать. Одновременно они дают другим группам, которые без них не имели бы никаких шансов на успех, возможность «возникать, господствовать и развиваться дальше». Таким образом, силы Земли весьма существенно определяют качественный состав всей фауны и тем самым ход и направление, а следовательно, и качество эволюции.

Итак, Иегер думает, что те неорганические факторы (изменения морских течений, аэрации, температуры и т. д.), которые вели к смене литофаций, были в то же время причиной вымирания венлокских граптолитов.

В Тюрингии, впрочем, при переходе от венлока к лудлову литофация остается неизменной. Однако Иегер думает, что отмечаемое им в одном месте присутствие углистого прослоя указывает на массовую гибель планктона, вызванную, по его мнению, «неорганическими причинами», которые не выразились в характере осадков (таковыми могли быть изменения температуры, содержания кислорода и др.). Тот факт, что два вида мелких граптолитов продолжали существовать, а все виды относительно крупных граптолитов исчезли, нельзя, по Иегеру, объяснять вытеснением всех крупных граптолитов какой-то другой группой животных. Тут вымирание сводится тоже к действию неорганических компонентов отбора. Из двух видов, переживших переход от венлока к лудлову, один, *Monograptus dubius*, является морфологически простейшим представителем своего рода; это гармонически построенная форма с широким диапазоном приспособленности к среде и долговечная, другой же вид, *Retiolites nassa*, нельзя признать ни примитивным, ни специализированным; но его судьба свидетельствует о его принадлежности к эвриокическим формам. Типичное граптолитовое море, вероятно, было в общем относительно покойным водоемом, что делало возможным возникновение в нем больших «пловучих водорослевых лесов», к которым могли прикрепляться рабдосомы граптолитов. Длительное сильное движение воды должно было вести к уничтожению этой флоры и зависящей от нее фауны. Углистые прослойки в Тюрингии легко объяснить гибелью планктона вследствие бурь. Этим, далее, можно объяснить, почему вымерли все крупные граптолиты, а мелкие *Monograptus dubius* и *Retiolites nassa* выжили. Последние, естественно, менее страдали от мощного движения воды, и относительно скудная растительность водорослей была достаточна для прикрепления к ним этих мелких граптолитов. Заметим, между прочим, что, если бы подтвердилось мнение о планктонном, а не эпипланктонном образе жизни указанных двух видов, то соображения, высказываемые Иегером, утратили бы значительную часть своей доказательной силы.

Приведенные соображения автор развивает при рассмотрении вопроса об окончательном вымирании всех граптолитов, кото-

рое, по его мнению, произошло на границе силура и девона, в самом конце лудлова.

Позднейшие формы граптолитов в большом количестве и в ясных разрезах известны, по Иегеру (1959), лишь в Тюрингии и Богемии. Их вымирание на обоих этих участках совпадает с явственной сменой лито- и биофаций. «Я не могу,— говорит автор (там же, стр. 173),— видеть в этом какую-то случайность и утверждаю: **основной причиной вымирания было это изменение среды»** (подчеркнуто автором.— *Л. Д.*) Иегер предвидит возражение: могут сказать, что в Тюрингии, где, по его словам, картина наиболее ясна и где наблюдается практически непрерывная последовательность фаун, смена фаций могла вызвать, самое большее, лишь вымирание последнего граптолита *Monograptus hercynicus*; ведь остальные ряды форм (*Mon. hemiodon*, *Mon. microdon*, *Linograptus* и *Abiesgraptus*) исчезли уже раньше. Поэтому, могут сказать Иегеру его предполагаемые оппоненты, резкая смена фаций на границе силура и девона — немногим больше, чем «буря, опрокинувшая уже прогнивший ствол». Иегер не видит серьезного довода в этом (по нашему мнению, довольно сильном) возражении. Он подчеркивает, что *Mon. hercynicus*, так же как и другие граптолиты верхнего лудлова, построен совершенно нормально и гармонически, в нем нельзя заметить ничего патологического. До самых верхов лудлова этот вид встречается очень часто.

Внезапная смена фаций непосредственно на границе силура и девона была, по Иегеру, последним толчком, заключительным штрихом при переходе от сапропелевой фации квасцовых сланцев к условиям свежей воды, в которой образовался тентакулитовый известняк. Эти постепенные гидрологические изменения должны были как-то отразиться на жизни граптолитов. Появление тентакулитов и некоторых других животных, как плеченогие и двустворки, в верхах верхнего лудлова — результат вторжения, инвазии вследствие изменения морских течений. Быть может, открылись новые морские пути в связи с географическими преобразованиями, вызванными каледонской складчатостью. Иегер считает весьма примечательным, что пелагические тентакулиты намного опередили менее подвижных бентонных вселенцев. Пелагические тентакулиты, по-видимому, сменили пелагических же граптолитов.

Однако это не вызвало уменьшения численности особей *Mon. hercynicus*, который еще долго жил совместно с тентакулитами. Это, по мнению Иегера, значит, что экологическое замещение граптолитов тентакулитами произошло, вероятно, скорее пассивно — граптолиты были вытеснены из геологической истории неорганическими силами. «И можно вполне последовательно утверждать,— говорит Иегер (1959, стр. 174),— что каледонское складкообразование привело к вымиранию граптолитов и

ко всесветному распространению и расцвету тентакулитов». Иегер обращает внимание на то, что силурийский расцвет граптолитов имел место в валенте (эквивалент ландовери), а после шло уменьшение числа форм и видов, отнюдь, впрочем, не очень явственное и не равномерное. Большой разрыв произошел при переходе от венлока к лудлову. Однако этот разрыв, во многих областях Европы связанный с более или менее отчетливо выраженным изменением фаций, был неглубоким и географически ограниченным. Он привел к угасанию некоторых процветавших филогенетических линий, а не к уничтожению всех граптолоидей. Вскоре после этого сюда могла иммигрировать новая фауна из неизвестных областей, где развитие продолжалось в иных направлениях; и эта иммиграция вызвала новый расцвет, едва ли уступавший предыдущему. Эта граптолитовая фауна нижней и средней части нижнего лудлова (сообщество *Mon. nilssoni* и *Mon. scanicus*) — последняя из тех богатых фаун, которые известны по всему свету. Достоверные находки еще более молодых форм граптолитов до сих пор известны лишь в Европе. Здесь считаем нужным заметить, что это не верно; как будет показано нами в дальнейшем, *Mon. hercynicus* распространен гораздо шире, далеко за пределами Европы. Это, впрочем, было уже известно автору, который сам указывал на находки геологически юных форм граптолитов за пределами территории, где они были первоначально изучены. Однако, как утверждает Иегер, выше зоны 34 (зона *Mon. scanicus*, принадлежащая к нижнему лудлову) число видов и форм граптолитов снова сильно сокращается. После этого «удара» группа, по выражению Иегера, уже не оправилась. Далее, кверху сообщество каждой зоны, как правило, ограничивается лишь немногими видами. Область распространения последовательно уменьшается. В Англии граптолиты исчезают в конце среднего лудлова. В Прибалтийской области они отсутствуют или редко встречаются в верхнем лудлове. Снижение числа видов зависело, по автору, от смены фаций: к концу раннего лудова приурочено начало интенсивного силурийского образования известняков. Во многих слоях среднего лудлова Чехии и Тюрингии граптолиты обильны, но тут мы всегда встречаем лишь немногие виды или даже только один вид. Вымирание последних граптолитов сопряжено со сменой на границе силура и девона. Основными причинами упадка, а затем и исчезновения граптолитов, являются лишь неорганические факторы. Мы пока не знаем достоверно, какие это были изменения (температура воды, соленость, аэрация и т. д.) и какие факторы имели на организмы решающее воздействие.

Иегер предвидит возражения, которые могут быть сделаны против его соображений о причинах вымирания граптолитов: пожалуй, скажут, что изменения среды могут лишь передвигать границы жизненных областей, а потому могут уничтожить группу

животных, распространение которых уже ограничивается небольшим участком. Процветающие же, широко распространенные группы организмов не могут быть уничтожены геологическими процессами, ибо эти последние охватывают всегда лишь ограниченные области, причем за пределами таких областей всегда остается достаточное жизненное пространство. Граптолиты же были всесветно распространенной группой. Автор думает, что эти доводы не могут пошатнуть его основной вывод. Можно представить себе, как он утверждает (там же, стр. 196), что небольшие климатические изменения шаг за шагом вытесняют из обширной области широко распространенную стенокическую группу животных, что опоясывающее весь земной шар жизненное пространство, как экваториальная полоса, оказывается разделенным, разорванным вследствие возникновения порога, протягивающегося в меридиональном направлении, и что все это вызывает серьезные последствия (измененную циркуляцию морских вод, обратное воздействие на климат обширных областей и т. д.). В геологической истории лик Земли повторно изменялся коренным образом, а вследствие этого изменялись число и пространственные отношения биотопов. Группа организмов, некогда имевшая всесветное распространение, в результате геологических преобразований может оказаться оттиснутой в отдельные обширные области, а в конце концов может быть совершенно уничтожена. Автор подчеркивает, что геологические процессы вызывали обособление, изоляцию отдельных жизненных участков, и это определяло ход дальнейшей эволюции животных.

Иегер находит существенным для освещения вымирания органических форм и их групп учет горизонтального распространения отдельных вымерших видов. С этим нельзя не согласиться, несмотря на огромные, иногда непреодолимые, трудности выяснения ареалов древних видов. Он думает, что едва ли когда-либо существовали действительно космополитические виды и роды, а отсюда он делает вывод, что одновременного всесветного вымирания и подавно не было.

Великие «внезапные» фаунистические перемены, по его словам, при ближайшем рассмотрении фактов распадутся на серии событий. Это можно иллюстрировать на примере граптолитов. Вымирание позднелудловских граптолитов само по себе не более крупное событие, чем вымирание венлокских граптолитов, сообщества *Mon. nilssoni* и сообщества *Mon. scanicus* в раннем лудлове. Вымерло не больше видов, чем ранее между моментами отложения двух смежных граптолитовых зон. Самое позднее событие выделяется более предыдущих лишь потому, что оно было последним вымиранием остаточной, географически уже очень ограниченной фауны, так сказать, концом длительного отступления с боем, прерываемого крупными короткими контрнаступлениями.

Мы довольно подробно изложили то понимание причин вымирания, которого придерживается Иегер. Это интересный вариант тектонической гипотезы вымирания, в некоторых отношениях заслуживающий особого внимания. Разбор воззрений Иегера, нам кажется, должен способствовать более глубокому и всестороннему пониманию факторов вымирания.

Прежде всего гипотеза Иегера заметно отличается от обычных катастрофистских теоретических построений прежних и современных авторов. Иегер далек от идеи внезапного вымирания широко, даже всесветно распространенных форм и групп вследствие одного тектонического процесса, а тем более одной какой-то фазы орогенеза. Он справедливо подчеркивает необходимость выяснения, насколько это возможно, ареала обитания вымерших видов для познания причин этого процесса. Он даже склонен отрицать существование универсально распространенных видов. Тектонические движения, изменяя абиотические факторы среды, вызывали, по Иегеру, вымирание граптолитов на отдельных, иногда обширных, участках. Повторения таких же событий на разных участках всего морского пространства, которое некогда было населено граптолитами определенных групп, вызывает сокращение их жизненного пространства и, в конце концов, всесветную гибель. Таким путем последовательно сокращается площадь распространения данной группы или данного вида и уменьшается число видов. Следовательно, в воззрениях Иегера нельзя не усмотреть некоторого приближения к дарвинистскому объяснению процессов вымирания этой примечательной группы древних морских животных. Кстати сказать, смена неорганических факторов среды, по Иегеру, не всегда непосредственно вызывает гибель видов. По крайней мере, в некоторых случаях изменения физико-географических условий вызывают изменения в составе низших звеньев пищевых цепей: погибают микроскопические планктонные организмы, поедаемые животными, которые представляют последующие звенья этих цепей. В иных случаях вследствие физико-географических изменений погибали водоросли, входившие в состав пловучих морских лесов, что приводило к вымиранию и эпипланктонных граптолитов, прикреплявшихся к этим водорослям. Значит, Иегер в некоторой мере, правда очень ограниченной, признает значение биотических факторов вымирания.

Таким образом, гипотеза Иегера — результат попытки дать такое объяснение вымирания граптолитов, которое, будучи в основном тектоническим, не носило бы характера катастрофизма. Поэтому гипотеза Иегера содержит в себе элементы, заслуживающие использования при разработке проблемы вымирания. Она, кроме того, дает возможность дополнительной проверки значения тех факторов вымирания, которые называем абиотическими.

В самом деле, дарвинистское понимание факторов вымирания органических форм и их групп вовсе не предполагает отрицания роли геологических преобразований и, прежде всего, тектонического фактора. Оно лишь считает необходимым поставить эти неорганические факторы на соответствующее им место.

Иегер не обращает должного внимания на роль биотических факторов. Между тем такое отношение к идее взаимоотношений между организмами толкает Иегера к катастрофизму, который он в принципе отвергает.

В поисках решения проблемы вымирания граптолитов надо исходить из того, что «граптолитовые» сообщества жили на протяжении очень продолжительного времени в биотопе широчайшего распространения. Тот факт, что многие руководящие формы граптолитов известны на пяти материках и на всех этих материках они сменяют друг друга в одной и той же хронологической последовательности, недвусмысленно свидетельствует о том, что эти моря сообщались между собой. Если бы граптолоидеи жили в совершенно обособленных бассейнах, в них не могли возникать одни и те же роды, а тем более одни и те же виды; и была бы совершенно необъяснимой их смена повсюду в одном и том же хронологическом порядке. Значит, вымирание видов и родов граптолоидей зависело от одних и тех же факторов, действовавших повсеместно в морях и океанах ордовика и силура. Трудно представить себе, чтобы тектонический фактор вел с настойчивой последовательностью к уничтожению одних родов и замещению их другими, притом геологически быстро, охватывая один за другим все до единого морские бассейны, где в те времена в изобилии жили граптолоидеи. Тектонический фактор мог быть ответственным за гибель граптолитового населения в отдельных бассейнах, но отнюдь не за повсеместное их вымирание. А с точки зрения Иегера, это должно было происходить и в ордовике, и в силуре — в каждом веке, в каждой еще более дробной хронологической единице, соответствующей стратиграфической зоне. Тут уже невероятность такого хода событий возрастает до их абсолютной невозможности.

Для более точного решения вопроса о вымирании отдельных групп и отдельных форм нужны, конечно, специальные детальные исследования в каждом конкретном случае. Однако уже общеизвестные факты хронологии появления и распространения форм граптолоидей исключают возможность объяснения их вымирания на основе одной лишь тектонической гипотезы, без учета биотических отношений. Если бы биотические отношения не препятствовали расселению и жизни форм граптолоидей в разные моменты от начала ордовика на протяжении всего времени существования этой группы, древнейшие ордовикские формы продолжали бы жить до конца силура и далее,

Следовательно, и гипотеза Иегера, хотя она и содержит некоторые интересные моменты, которые должны быть учтены при подробном исследовании вымирания граптолоидей, особенно же окончательного их исчезновения, оказывается явно недостаточной для понимания причин угасания отдельных ветвей граптолоидей и всего этого класса в целом.

«Тектоническая» теория вымирания, как и всякая иная теория, игнорирующая великий процесс исторического развития органического мира, не может дать удовлетворительное объяснение событий вымирания граптолоидей и окончательного исчезновения этого класса животных из палеобиологической летописи.

Общее решение этой проблемы мы найдем лишь в том случае, если примем во внимание восходящее развитие всего органического мира палеозойских морей, сопровождаемое экогенетической экспансией основных животных морской среды.

Однако палеонтологи, к сожалению, пока еще довольно редко вспоминают об этом великом факторе. Он упоминается лишь очень немногими специалистами. Большинство же ученых, затрагивающих этот вопрос, ищут полного его решения в совершенно иных направлениях. Мы с удовлетворением отмечаем, что на биотическую причину вымирания граптолитов указали авторы учебника палеонтологии беспозвоночных Шрок и Твенхофел (1953). В разделе своей книги, посвященном граптолитам, эти авторы говорят, что граптолиты достигли наибольшего расцвета в ордовике и почти полностью вымерли к концу силура; лишь немногие дендроидные формы продолжали существовать в девоне и начале раннекаменноугольной эпохи. Далее, авторы продолжают (там же, стр. 765): «Исчезновение планктонных форм в конце силура и начале девона было, быть может, связано с приходом рыб, которые тогда появились во множестве».

Мы ставим вымирание граптолитов в зависимость от экогенетической экспансии различных беспозвоночных и первичноводных позвоночных в морях раннего и среднего палеозоя. Действительно, к началу девона появилось много водных позвоночных, среди которых были и относительно хорошие пловцы. Даже бесчелюстные, а тем более и древнейшие челюстноротые, могли поедать хрупкие рабдосомы планктонных и эпипланктонных граптолоидей (не говоря уже о донных формах граптолитов). К наутилоидеям присоединились в начале девона аммоноидеи, среди которых было, вероятно, немало потребителей граптолитов. Аммоноидеи были, несомненно, хорошими для тех времен пловцами и, по-видимому, могли пожирать граптолитов в количествах, которые составляли заметную долю биомассы этих примитивных, довольно беззащитных животных. Как добыча, граптолиты были столь же легко доступны консументам как лишенные защитных образований водоросли.

Когда прогрессивная эволюция морского биоса привела к появлению древнейших плавающих животных, способных к макрофагическому питанию, участь граптолитов была, очевидно, решена. Такие плавающие макрофаги на границе между силуром и девоном были, по-видимому, и среди членистоногих. Пожиратели граптолитов существовали и раньше, в ордовике и силуре, но к началу девона их было уже гораздо больше, и среди них все чаще и чаще появлялись особенно опасные пожиратели животных рассматриваемого здесь класса. В числе прочих возможных врагов многих палеозойских морских животных и особенно граптолитов надо упомянуть также загадочных носителей конодонтов, которые, скорее всего, были существенным элементом челюстного аппарата каких-то древних животных, быть может, рыбообразных первичноводных позвоночных или даже червей. Интенсивное поедание некоторыми консументами водорослей «пловучих лесов» тоже должно было способствовать вымиранию граптолитов. Отмечаемое Иегером и другими исследователями постепенное сокращение числа форм граптолоидей в течение силура (и раннего девона) подтверждает значение этого фактора вымирания венлокских и лудловских форм. Нет ничего удивительного в том, что наиболее поздние из граптолоидей жили в составе обедненных ценозов и, быть может, на гораздо менее обширных пространствах, чем их предшественники. Роль тентакулитов и других раковинных пелагических беспозвоночных в вытеснении граптолитов пока не ясна. Но эти формы, защищенные лучше граптолоидей и, быть может, обладавшие некоторыми другими преимуществами, были их конкурентами, способствуя их вымиранию. Другими соперниками граптолоидей могли быть мшанки, которые по образу жизни были ближе к ним, чем любые иные животные.

Многое в историческом развитии и вымирании граптолоидей остается неясным: ведь дарвинистское изучение этого процесса в основном дело будущего. Однако то, что уже известно, делает дарвинистское объяснение вымирания этих древних животных, безусловно, наиболее вероятным из всех до сих пор предложенных.

Здесь, быть может, следует заметить, что специалисты еще не смогли договориться относительно проведения границы между силуром и девоном, и слои с самыми поздними граптолоидеями относятся одними исследователями к силуру, а другими уже к девону. Но этот вопрос будет более подробно затронут в другом месте нашей книги.

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ В ИСТОРИИ ПЛЕЧЕНОГИХ

Плеченогие образуют тип животного мира, хорошо представленный в геологической летописи, в истории этого типа было сравнительно мало пробелов. Это объясняется стечением некоторых обстоятельств.

Во-первых, плеченогие были всегда морскими животными и обитали в водоемах, где гидрологические условия были более или менее благоприятными для захоронения их остатков. Во-вторых, на протяжении почти всей их истории, по крайней мере, до миоцена, среди плеченогих было много мелководных обитателей, которые лучше представлены в летописи, чем обитатели глубоких вод; впрочем, и до сих пор продолжают существовать некоторые плеченогие прибрежно-мелководной полосы морей. В-третьих, плеченогие имеют раковину, способную захороняться и сохраняться в слоях земной коры. Правда, в раннем палеозое среди плеченогих беззамковых преобладали формы с хитиново-фосфатной раковиной, но и они относительно хорошо сохранялись в осадках того времени по причинам, рассмотрение которых выходит за рамки нашей работы. Впрочем, некоторые ученые, как, например, Шрок и Твенхофел (1953, стр. 342), делают вполне разумное предположение, что «первые плеченогие были крошечные атрематы с простыми хитиновыми раковинами», но такие формы, как говорят сами авторы, могли жить в докембрийских морях: это была, так сказать, предыстория плеченогих, о которой можно говорить лишь гипотетически и которой здесь мы не будем касаться.

Таким образом, плеченогие — тип, представляющий особенно благодарный объект для прослеживания процессов вымирания и выяснения их причин. О чем же говорит по этому вопросу их история? Каковы основные черты «узора» их филогенетического древа?

Ответы на эти вопросы должны разочаровать сторонников идеи внезапного вымирания, механистического объяснения этих великих событий. До настоящего времени известно около 1200 родов ископаемых плеченогих и приблизительно 65 ныне живущих родов, которые представлены примерно 260 видами (Мюллер, 1963). Плеченогих принято делить на два класса — беззамковых и замковых, хотя, по нашему мнению, различия между этими двумя группами гораздо менее значительны, чем различия между любыми классами всех других типов беспозвоночных животных. Класс беззамковых представлен сравнительно малочисленными родами, которые распределяются между шестью отрядами. А. Г. Мюллер (1955) составил графическую схему хронологического распределения беззамковых плеченогих. Из нее явствует, что

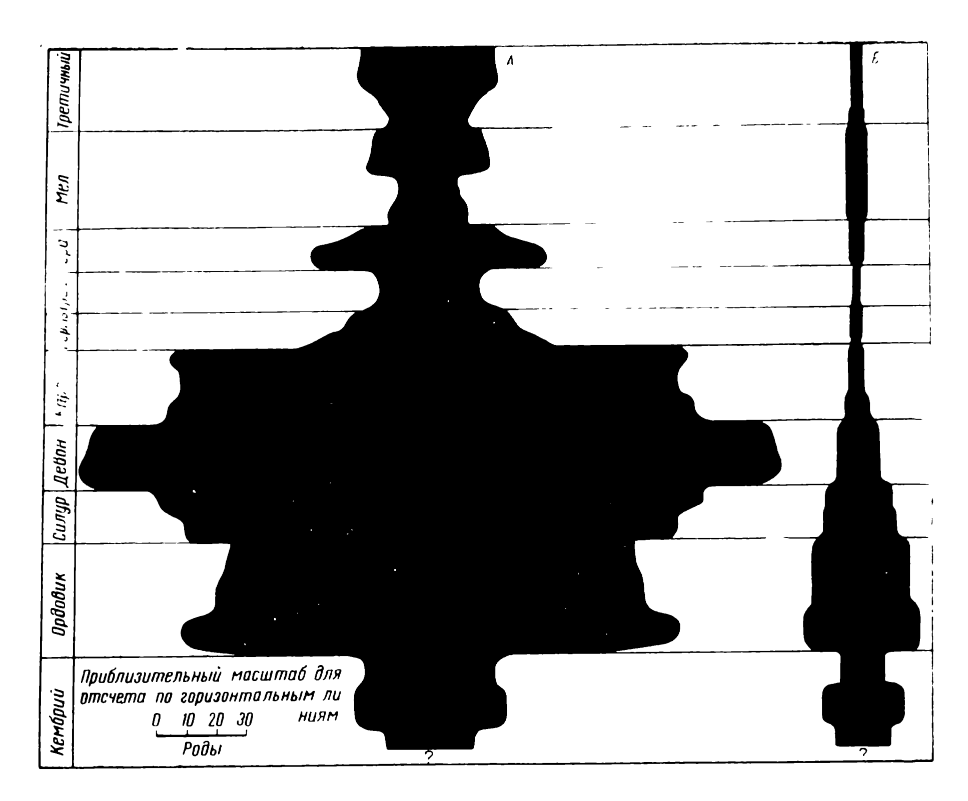


Рис. 8. Схема численного и хронологического распределения плеченогих

А — 956 родов замковых плеченогих; *Б* — 92 рода беззамковых плеченогих (по Мюллеру, упрощено)

некоторые группы достигли расцвета еще в кембрии (рис. 8, *Б*). Наибольшее число родов приходится на нижний ордовик, после которого число родов постепенно убывает.

Из палеозойских представителей только род *Crania*, известный с ордовика, а позже претерпевший упадок, получает довольно широкое распространение в юре и особенно меле. Вполне возможно, что позднемезозойские и кайнозойские краниды являются потомками палеозойских; но не исключено также, что тут мы имеем случай гетерохронной гомеоморфии, только некоторого сходства двух групп, филогенетически не связанных между собой непосредственно. Так или иначе, «узор», представленный на схеме Мюллера, за малыми отклонениями, вполне объяснимыми неполнотой наших сведений и деталями филогенеза отдельных мелких таксонов, не меняющими общей картины, свидетельствует о постепенном увеличении числа родов до раннего ордовика и постепенном убывании их на протяжении остального геологического времени. Тут нельзя заметить никакого «внезапного вымирания», которого ищут многие ученые.

Гораздо богаче формами другой класс — замковые. По данным Б. К. Лихарева (1960), число родов этого класса в ордовике достигает примерно 200, а в силуре уже падает до 180. В девоне число родов доходит до 320, хотя количество надсемейств несколько уменьшается в сравнении с силуром. В карбоне число надсемейств немного сокращается, так же как и число родов, которое составляет около 275. В перми число надсемейств остается почти прежним, но количество родов уменьшается примерно до 210. Из 13 палеозойских надсемейств, представленных в перми, в триас переходят шесть, причем появляются новые надсемейства Terebratellacea и Thecideacea; присутствие представителей надсемейств Spiriferinacea и Athyracea, в частности рода *Athyris*, придает, по выражению Лихарева (там же, стр. 156), «несколько палеозойский отпечаток» триасовым замковым. Имеющиеся указания на присутствие продуктид в базальных слоях триаса, по-видимому, требуют, как говорит Лихарев, проверки в отношении датировки их возраста или условий залегания. В начале юры еще представлены последние Spiriferinacea (род *Spiriferina*) и Athyracea (семейство Koninckinidae), а до средней юры продолжают существовать лишь Thecideacea, Rhynchonellacea, Terebratulacea и Terebratellacea. Число родов, указываемых для юры (около 150), почти вдвое превосходит таковое для триаса (около 80), что, по Лихареву, вероятно, объясняется большей изученностью первых. Такие колебания могут зависеть, помимо частных случаев дивергентной радиации даже в условиях общего сокращения и упадка таксонов, не только от неполноты наших сведений, но и значительной субъективности, которую поневоле проявляют разные исследователи в установлении новых таксономических единиц: строгих норм для введения родовых и прочих таксономических названий нет. В меле продолжают существовать те же надсемейства, только резко снижается число известных родов Rhynchonellacea. Всего для мела указывается 60 родов. В кайнозое общее количество родов замковых составляет тоже около 60. В современных морях число их лишь немного больше.

Приведенные нами сведения дают картину увеличения и сокращения численности форм плеченогих во времени. Историческое развитие их показывает сначала последовательное возрастание численности родов, а затем постепенное их уменьшение. Если отвлечься от второстепенных деталей, никаких внезапных событий массового вымирания этого крупного таксона никем замечено не было. Тут даже самый пылкий поклонник идеи повальной гибели вследствие орогенеза не может говорить о зависимости событий вымирания плеченогих от каледонского или герцинского, а затем киммерийского или альпийского орогенеза. Столь же нелепо было бы утверждать, что факты последовательного исчезновения групп плеченогих и сокращения таксономического состава всего

типа объясняются какими бы то ни было космическими событиями и вообще резкими внезапными изменениями в абиотических условиях среды.

Мы воспроизводим из работы Мюллера графическую схему хронологического распределения 956 родов замковых плеченогих (рис. 8, *A*). Общий характер этого «узора» вполне соответствует данным, которые мы изложили по Лихареву. Второстепенные отклонения вполне неизбежны. Нам представляется поучительным, что схема, составленная ученым, стоящим на позициях катастрофизма, являет картину, противоречащую его представлениям.

Если отпадают не только чисто идеалистические, но и механические толкования причин вымирания плеченогих, то остается лишь дарвинистское объяснение событий. Оставляя в стороне чисто локальные случаи исчезновения форм и групп, которые могли вызываться существенными и быстрыми изменениями гидрологических условий в том или ином бассейне, мы полагаем, что общий ход угасания всего типа зависел в основном от смены компонентов морских фаун в связи с прогрессивным развитием биоса. Мы, конечно, не имеем прямых сведений о всем составе населения прежних морей и океанов. Очень многие их обитатели не оставляли или почти не оставляли никаких документов о своем существовании и развитии. Иные, более или менее известные нам со стороны морфологической, не изучены физиологически и экологически. Но совершенно ясно, что в биосе морской среды появлялись с течением геологического времени все более и более совершенные формы, все более и более опасные враги и конкуренты архаических групп. С одной стороны, существенные изменения протекали в ихтиофауне. Господствовавшие в ордовике, силуре и раннем девоне бесчелюстные, вероятно, лишь в относительно небольшой мере могли уничтожать часть взрослых особей мелких беззамковых и в большей степени их молодь. В кембрии же этих позвоночных было, очевидно, сравнительно мало — они не сохранились в ископаемом состоянии. Значительно более грозными врагами плеченогих были, надо думать, Placodermi подклассов Arthrodira и Antriarchi. Они обладали челюстями с зазубренными краями и могли нападать не только на плеченогих с хитиново-фосфатной раковиной, но разгрызать и более прочные известковые раковины, какими обладали некоторые беззамковые и все замковые плеченогие. Против этих настоящих, хотя еще весьма примитивных, рыб могли устоять лишь плеченогие с очень прочной известковой раковиной.

Под влиянием этого селективного фактора, надо думать, вымирали одни из примитивных форм плеченогих и совершенствовались средства защиты у других. Развитие более совершенных рыб, все более и более подвижных пловцов, у которых возрастала

эффективность челюстного аппарата, имело тяжелые последствия для примитивных плеченогих.

Параллельно с этим действовал и другой мощный селективный фактор — конкуренция со стороны морских животных, занимавших полностью или частично ту же экологическую зону, что плеченогие. Мы имеем в виду, прежде всего, донных моллюсков класса двустворок, обитателей морского дна, которые, подобно плеченогим, приспособились к микрофагическому способу питания. По некоторым своим основным чертам двустворки имели существенные преимущества перед плеченогими. Для плеченогих исходным, первоначальным было прикрепление ко дну при помощи гибкой ножки, допускавшей некоторые колебательные движения, но исключавшей перемещение. Другие способы прикрепления, а также утрата прикрепления во взрослом состоянии были уже отклонениями от общей нормы. Двустворки во взрослом состоянии, как правило, находятся на одном и том же месте подолгу или всю жизнь, но могут менять положение либо пассивно, либо активно. Многие частично углубляются в осадок — одни в меньшей, другие в большей степени, и это более или менее защищает их от хищников. Наконец, переходя из личиночного планктона к жизни на дне, личинка двустворки некоторое время ползает по грунту, пока не найдет более или менее подходящего места; к таким передвижениям способны личинки даже тех двустворок, которые во взрослом состоянии ведут совершенно неподвижный образ жизни, прирастая одной из створок к какому-то твердому предмету на дне, например, личинки устриц. Личинка же плеченогих по завершении свободноплавающей стадии в виде цефалулы садится на дно хвостовым сегментом, который преобразует в ножку, прикрепляющуюся к субстрату своей вершинкой. Таким образом, и в этом отношении двустворки имеют коренное преимущество перед плеченогими, потому что, если личинка-цефалула не осядет на годное для существования место, она погибнет. У двустворок более эффективны органы сенсорной деятельности, вплоть до примитивных глаз у некоторых из них, чего никогда не бывает у плеченогих.

Значит, по мере эволюции и адаптивной радиации двустворчатых моллюсков плеченогие сталкивались со все более опасными конкурентами, которые имели больше шансов выживать в одних и тех же биотопах. Двустворки довольно быстро захватывали экологические ниши, которые до того занимали плеченогие. Врагами плеченогих были, конечно, далеко не только рыбы. Уже в те древние времена существовали хищные брюхоногие моллюски, которые просверливали их раковины. От этих хищников страдали, без сомнения, и двустворки; но в общем они были несколько лучше защищены от этих врагов, чем плеченогие, уже потому, что плеченогие всегда находятся над субстратом, и осад-

ки дна нисколько не защищают их, двустворки же углубляются в осадок более или менее значительной частью своей раковины, а некоторые из них даже всей раковиной, сообщаясь с водной средой лишь через посредство своих сифонов. Известно, что хищным брюхоногим, например, формам рода *Natica*, иногда приходится закапываться в ил, чтобы там отыскивать добычу, а это, разумеется, труднее, чем нападать на жертву, хорошо обнаруживаемую и без таких поисков.

Мы назвали лишь некоторые черты превосходства двустворчатых моллюсков над плеченогими и притом только те из них, которые бросаются в глаза без анализа анатомического строения этих животных. Строение тела ископаемых животных нелегко поддается изучению, и едва ли таковое входит в задачу этой книги.

М. В. Попхадзе (1966), посвятившая специальную статью вопросу о причинах упадка и постепенного вымирания плеченогих, пришла к выводу, что угасание этой некогда крупной и широко распространенной группы морских беспозвоночных происходило довольно постепенно и в основном зависело от прогрессивной эволюции и радиации других групп животных, в частности двустворчатых моллюсков. «История плеченогих,— говорит Попхадзе (там же, стр. 88),— показывает единственное по масштабу явление поступательного процесса сокращения... и вымирания типа морских животных, относительно хорошо запечатленных в геологической летописи».

История типа плеченогих дает убедительные доказательства несостоятельности всевозможных виталистических и механистических гипотез о вымирании этих животных. Она показывает, что правильным является только дарвинистское толкование этого явления. История плеченогих дает нам ценный материал для изучения причин и условий исчезновения таксонов, некогда достигших состояния пышного расцвета, а затем подвергавшихся вытеснению вследствие возникновения и развития опасных врагов и конкурентов.

ВЫМИРАНИЕ РУДИСТОВ

В историческом развитии двустворчатых моллюсков давно бросались в глаза факты появления, а затем исчезновения резко обособленных групп, довольно мало похожих на остальные группы данного класса. Из таких групп едва ли не самую своеобразную представляют рудисты.

Мы считаем целесообразным остановиться на рассмотрении явлений вымирания в развитии этой группы потому, что в дан-

ном случае вопрос о причинах исчезновения организмов представляет значительные и своеобразные трудности. Дело в том, что рудисты связаны с особыми фациями, они жили в специфических условиях, вне которых обычно не могли существовать даже малочисленные популяции этих необыкновенных моллюсков. Зато в местах, им доступных, они часто жили во множестве экземпляров, вследствие чего их раковины иногда являются породообразующими.

Основные черты экологических взаимоотношений между рудистами и морской средой, в которой они жили, на протяжении всего времени существования этих моллюсков, конечно, изменялись. Так, К. Дешазо и Ж. Сорней (1959) подчеркивают, что в юре и раннем меле рудисты просто сопутствовали рифообразующим кораллам и входили в состав биоценозов коралловых рифов, а в позднем меле эти двустворки очень редко жили совместно с кораллами, чаще всего образуя «самостоятельные колонии». В очень интересном, но слишком кратком реферате О. Кюна (1958) говорится, что рудисты (по крайней мере, некоторые) перешли от жизни на рифах, где находился их первоначальный биотоп, к пребыванию в спокойной воде. Впрочем, по Дешазо и Сорнею (1959), начиная с турона среди радиолитид появляются совершенно новые экологические типы. *Bournonia*, у которой одна сторона стала уплощенной, свободно лежала на морском дне в условиях спокойной воды; *Sarlatia*, почти равностворчатая форма, была неприкрепленным представителем этой группы. Гигантский *Titanosarcolites*, достигавший свыше 1,5 *м* в длину, и *Immantites* были тоже свободно лежащими формами (Янг, 1967). *Hardaghia*, раковина которой приняла форму пирамиды с четырехугольным основанием, быть может, частично углублялась в песок своей правой створкой (Тавани, 1949). Раковины рудистов встречаются также в глинистых и углистых отложениях верхнего мела. Но в общем С. М. Янг (1967) вполне правильно отмечает, что большинство рудистов, по всей вероятности, занимало очень мелководные и литоральные участки скалистого морского дна в тропической и субтропической зонах. Рудисты в течение довольно долгого времени представляли обширную группу в состоянии расцвета; их эволюция привела к появлению множества видов. По Янгу (1967), число родов рудистов превосходит сотню. При такой быстрой и успешной эволюции в этой группе неизбежно должны были возникнуть формы, заметно уклоняющиеся от основного, исходного экологического типа, в частности формы, свободнолежащие на морском дне.

Прослеживать эволюционную историю этих довольно стенобионтных моллюсков, неразрывно связанных с относительно редкими биотопами, дело, конечно, нелегкое. Однако экологические условия, в которых жили рудисты, возникали и существовали

во многих местах морей, где эти организмы необычайно быстро эволюировали, совершенно утрачивая некоторые основные черты двустворчатых моллюсков и приобретая свойства, чуждые их предкам.

Все это делало рудистов группой, заманчивой для сторонников идеи сверхъестественных причин эволюции и вымирания органических форм.

Известный французский палеонтолог Коллет Дешазо, которой принадлежат многочисленные работы по самым разнообразным группам ископаемых животных, опубликовала статью, посвященную изучению вымирания групп на примере рудистов (1948). Автор поставил перед собой задачу осветить проблему вымирания в целом. Дешазо считала рудистов одной из наиболее подходящих групп для решения вопроса о причинах вымирания вообще. Она так и писала: «Рудисты, столь интересные с точки зрения биологической, представляют очень хороший материал для рассмотрения феномена вымирания в какой-либо группе беспозвоночных» (1948, стр. 83). Последними по времени существования рудистами автор считает *Hippurites* (*Orbignya*) *castroi*, *Argia moroi*, *Praeradiolites boucheroni* и *P. leymerii* из датских отложений Каталонии. Дешазо думает, что, с точки зрения проблемы вымирания, особенно важно изучать роды, имеющие обширное распространение, ибо это позволяет предполагать у них высокую степень жизнеспособности. В качестве таковых можно выбрать, по Дешазо, два рода радиолитид — *Bournonia* и *Durania*. *Bournonia*, как утверждает автор, в момент своего вымирания (она жила и исчезла в маастрихте) имела огромный ареал распространения, соответствующий максимальной экспансии рода: какое-либо сокращение ареала практически не констатируется. Последний вид рода *Durania* — *D. apula* встречается в верхнем маастрихте южных Аппенин.

Дешазо отмечает, что изучение вопроса о причинах вымирания этих двух родов привело к различению двух групп факторов: внутренних и внешних. Изменения среды, по-видимому, не могут быть признаны достаточной причиной вымирания рудистов. А поскольку гипотезы внутренних факторов (фаунистического неравновесия и дисгармонического роста) тоже, без сомнения, не могут быть привлечены для объяснения этого явления, то надо представить себе какой-то иной фактор вымирания, независящий от среды, а также от признаков организации рода или вида, и в то же время действующий во все эпохи. И вот, несмотря на то, что автор, казалось бы, отверг гипотезы внутренних факторов вымирания, он приходит к пресловутой броккистской концепции «старения». Рудисты появляются в рораке (соответствующем приблизительно лузитану). До маастрихта число родов в общем возрастает, хотя некоторые роды успевают исчез-

нуть. Но затем начинается «старение», характеризующееся «отсутствием новых форм и прогрессивным уменьшением числа родов и видов» (там же, стр. 85). Выражаясь метафорически, Дешазо говорит, что «древо имеет уже менее густую листву», а в датском веке происходит окончательное вымирание группы — «смерть древа». В истории группы наблюдается, по словам автора, одна и та же последовательность как на уровне рода, так и на уровне вида или особи. Наступает момент, когда «творческая мощь» особи, вида или рода становится равной нулю.

Чрезвычайно любопытно общее заключение, к которому приходит Дешазо. Она заявляет, что не находит никакого объяснения и не предлагает никакого решения рассматриваемой проблемы. «Попытка объяснить естественными силами вымирание группы равноценна, — говорит она (там же, стр. 86), — желанию объяснить такими же самыми силами сущность жизни. Иначе говоря, как тайну появления жизни на земном шаре нельзя считать разъясненной, когда изучены первые живые существа и восстановлены условия их жизни, точно так же и тайна вымирания групп остается загадкой, когда мы анализируем некоторые факторы, его сопровождающие».

Смысл этих рассуждений вполне ясен: как появление жизни, так и вымирание групп таких, как рудисты, да и всех остальных, зависят от сверхъестественных сил, и попытки найти научное их объяснение заранее обречены на неудачу.

Дешазо (1952) принадлежит описание двустворок в большом французском справочнике под редакцией Ж. Пивто. Там она вновь рассматривает вопрос о вымирании рудистов, подтверждая то, что было сказано в ее ранее опубликованной статье. Она отмечает, что почти все авторы объясняют вымирание рудистов крупными климатическими и географическими изменениями, якобы совершившимися в конце мезозойской эры. Однако рудисты принадлежат к большим таксонам, представители которых были широко распространены по земному шару, а вымирание таких групп, как мы уже постарались показать в предыдущих главах этой книги, нельзя считать прямым следствием каких-либо изменений климата и соотношений между массивами суши и океанами. Дешазо вновь утверждает, что проблема вымирания рудистов не может быть решена, если ставить его в зависимость лишь от условий среды. Тут, по ее мнению, должны быть учтены многие другие факторы, особенно же причины, обусловливающие замедление, а затем и полное прекращение действия механизма, вызывающего появление новых форм; эти причины, утверждает Дешазо, нам совершенно незнакомы. Между тем, по словам автора, вымирание начинается с того момента, когда новые формы не появляются в числе, достаточном для компенсации исчезновения форм, которые «умирают». Видимо, автор имеет в виду «за-

кон прогрессивного убывания изменчивости», которым прославился Д. Роза, с одной стороны, и «закон старения и умирания видов», который до сих пор поддерживается многими учеными, с другой.

Выдающийся австрийский ученый Кюн, судя по небольшой заметке о вымирании рудистов (1958), тоже, по-видимому, не склонен объяснять исчезновение форм этой группы только естественными причинами. Он ссылается на шиндевольфовский типолиз, под которым понимает совокупность направленных изменений, часто, а быть может, и всегда появляющихся перед вымиранием специализированных групп. Эти изменения, утверждает Кюн, имеют, конечно, физиологические причины, которые, однако, никак не связаны со средой. В данном случае одна, но отнюдь не единственная, причина вымирания, по мнению автора, заключается в разрыве между высокой потребностью этих гигантских форм в кислороде и недостаточностью содержания кислорода в спокойной морской воде, куда рудисты были загнаны в маастрихтском и датском веках. То, что рудисты не смогли удержаться при изменившихся условиях, было вызвано, по мнению Кюна, исчерпанием пластической силы вследствие ограничения изменчивости, согласно Роза. Нам же кажется, что привлечение таких концепций, как типолиз Шиндевольфа и «прогрессивное убывание изменчивости» Роза, едва ли поможет в освещении факторов вымирания рудистов. Мы не знаем, какие силы могли загнать этих моллюсков в тихие, бедные кислородом морские воды; но указание Кюна на высокую потребность рудистов, особенно гигантских, в кислороде вполне правильно и заслуживает внимания при специальном изучении эволюции и вымирания этих моллюсков.

Известный палеонтолог В. Ф. Пчелинцев (1950, стр. 39) в своей ценной работе о филогении и классификации рудистов писал: «Резкое изменение физико-географических условий в конце верхнемелового времени и связанное с ним исчезновение фаций, благоприятных для продолжения жизни рудистов, привело их к вымиранию. Это вымирание не было внезапным и не имело характера катастрофы, так же, как не было мгновенным и изменение физико-географических условий. В сеноне и особенно в маастрихте мы видим постепенное изменение характера фаций, в которых обитали гиппуриты. Ларамийская складчатость совершенно видоизменила жизненные условия, в которых находились поселения рудистов. На путях новых трансгрессий расселяющиеся личинки этой группы также не могли встретить подобных условий, и поэтому период ларамийской складчатости явился конечной гранью существования рудистов, как и для многих других представителей мезозойского органического мира, приспособленных к узко специфическим условиям, выработавших приспособи-

тельные признаки, которые для новых условий оказались, по крайней мере, бесполезными. Излишними являлись, конечно, и огромные размеры раковин, требовавшие для своего построения большого количества извести, которой в морской воде бассейнов, где находились или куда могли проникнуть рудисты, стало резко не хватать».

Пчелинцев не хочет видеть в вымирании рудистов катастрофическое событие, результат однократного мгновенного орогенетического акта. Но это, по нашему мнению, не делает его объяснение более вероятным. Если тектонические события протекали достаточно медленно, то трудно понять, почему же на поверхности Земли вымерли все популяции всех до одного видов. Это были обитатели морей, они могли переселяться постепенно из одной области в другую, если тектоническая катастрофа не разразилась сразу повсеместно. Трудно понять, почему тектонические движения, якобы погубившие рудистов, не отразились столь же фатально на популяциях множества других донных беспозвоночных — остальных двустворок, брюхоногих, плеченогих, мшанок, кораллов, губок и т. д. Однако приведенная цитата из работы Пчелинцева показывает, что этот автор принимает во внимание сложность проблемы вымирания рудистов.

Некоторые выдающиеся ученые, не занимающиеся геологическими исследованиями, такой сложности не замечают. В чрезвычайно ценной и содержательной работе Янга (1967) этой проблеме посвящена лишь одна фраза, где говорится, что причиной вымирания рудистов были несомненно крупные климатические изменения, вызвавшие мощное осадконакопление, а также изменения в движениях вод и температуре.

Среди рудистов можно различать по особенностям прикрепления и характера замка три группы: 1) дицерасы рорака и секвана (приблизительно, лузитан, верхняя юра), прикреплявшиеся либо правой, либо левой створкой; 2) рудисты, прикреплявшиеся лишь левой створкой; 3) рудисты, прикреплявшиеся исключительно правой створкой.

История рудистов начинается появлением дицерасов в рораке, а завершается, насколько можно об этом судить по данным расшифрованной геологической летописи, в самом конце мела — в датском веке: последние рудисты указываются, как уже было сказано, из датских отложений Каталонии.

Мы должны, однако, всегда помнить, что сведения о геологическом возрасте часто бывают неточными. В данном же случае надо еще иметь в виду, что положение датского яруса представляется спорным: одни ученые продолжают относить его к мелу, другие же переносят его в третичную систему.

Впрочем, Н. Н. Бобкова и В. Ф. Пчелинцев (1960, стр. 150) указывают, что рудисты появились в верхней юре и «в основном

почти нацело вымерли в верхнем меле — к началу датского века». Только отдельные роды наиболее специализированных форм, относящихся к Hippuritidae и Radiolitidae, согласно этим авторам, продолжали существовать и в датское время.

Область географического распространения остатков рудистов представляет собой полосу различной ширины, располагающуюся примерно между 40° с. ш. и 20° ю. ш.

Мы воздержимся от рассмотрения классификации этой своеобразной группы, которую Пчелинцев выделяет в особый отряд. Их систематика представляет большие трудности и до сих пор находится в довольно запутанном состоянии. Думаем, что эта группа, скорее всего, представляет собой сборище форм различного происхождения, искусственное объединение, не имеющее права на существование в естественной филогенетической системе; но эти формы характеризуются многими общими чертами, возникшими в значительной мере путем параллельной эволюции в процессе приспособления к сходным условиям существования.

Очень часто они жили целыми колониями, экземпляры их могли срастаться, образуя биогермы, в построении которых совместно с ними нередко принимали участие и кораллы.

Различные местонахождения ископаемых рудистов показывают, что эти донные моллюски не были настолько стенобионтными, как о них думали раньше. Обычно гиппуритиды и радиолитиды, там, где они жили, вытесняли всех других донных животных: популяции этих рудистов делали невозможным существование всей остальной фауны соответствующей полосы моря в непосредственной близости к поселениям рудистов.

Эти экологические особенности следует иметь в виду при рассмотрении вопроса о вымирании рудистов. Что могло привести к гибели обширную экологическую группу мезозойских моллюсков, которые от поздней юры до конце мела эволюировали со столь высокими темпами на значительных пространствах теплых морей?

Дешазо, как мы видели, отвергла гипотезы вымирания рудистов, которые можно было бы назвать климатическими и физико-географическими, и отвергла справедливо. Сама она, однако, могла предложить лишь объяснение, которое надо признать еще более несостоятельным, объяснение, исходящее из допущения «иссякания» эволюционного потенциала, что выражалось якобы в редукции изменчивости. Как мы уже отметили, сама Дешазо понимает, что такое «объяснение» причин равносильно признанию вымирания группы неразрешимой загадкой.

Иных объяснений в литературе по рудистам мы не встретили.

Таким образом, все до сих пор выдвинутые гипотезы о причинах вымирания рудистов надо признать неудачными. Основной фактор вымирания этой группы, некогда испытывавшей исключи-

тельно быструю эволюцию и необычайный расцвет, надо искать в другом направлении: оно зависело, надо думать, от изменившихся биотических отношений, от восходящего развития некоторых групп организмов, живших совместно с рудистами. Только глубокий тщательный анализ фактов развития жизни в морях позднего мезозоя может привести нас к наиболее вероятным допущениям о причинах вымирания рудистов. В общей же форме поставить этот вопрос и наметить его решение мы считаем возможным уже теперь. Вымирание рудистов зависело от появления на тех же пространствах некоторых групп опасных конкурентов и врагов. Вполне возможно, что среди таковых были, например, рыбы, прежде всего костистые рыбы, которые уже в верхнем меле, несомненно, испытывали интенсивную адаптивную радиацию, в частности дали много форм, приспособленных к мелководью теплых морей. Трудно, конечно, думать, что эти рыбы интенсивно разрушали прочные постройки, которые возводились рудистами. Но ведь рудисты, несомненно, проходили стадию пелагических личинок, плававших, должно быть, в течение довольно долгого времени. Быстро двигавшиеся костистые рыбы могли пожирать эти личинки в количестве, затруднявшем воспроизведение обычной убыли популяций. Эволюция ракообразных, по всей вероятности, тоже привела к формам, более эффективно истребляющим молодь гиппуритов, чем предшественники и предки этих членистоногих.

Вполне возможно, что рудисты уступали в отношении высоты организации личинок таким прикрепленным бентонным моллюскам, как устрицы и другие формы двустворок. Рудистам не было необходимости для удовлетворительной репродукции значительно совершенствовать биологию своих личинок, пока основными пожирателями их были сравнительно низко организованные и менее опасные враги, в числе которых были, вероятно, цельнокостные рыбы. Но восходящую, прогрессивную эволюцию претерпевали здесь не только костные рыбы — она происходила и во всех остальных группах морских животных. По общей «конкуренционной высоте» морская фауна конца мела должна была существенно отличаться от более древних групп. Это изменение, так сказать, застигло врасплох рудистов, которые в течение долгого времени эволюировали в условиях, допускавших их процветание и широкое распространение, и прочно занимали стации, на которые тогда никто не мог покушаться. Самый факт длительного беспрепятственного владения определенными биотопами представляет собой некоторую защиту от обычных врагов и конкурентов. Но когда являются совершенно иные, грозные враги и конкуренты, то обстановка резко изменяется. И вымирание совершается то медленнее, то быстрее в зависимости от конкретных условий, сложившихся в биоценозах.

Более жизнеспособные конкуренты постепенно или сравнительно быстро теснят отставших. Причины вымирания крупных таксонов будут оставаться недоступными нашему пониманию до тех пор, пока мы будем упускать из вида, что уровень приспособленности к данным условиям среды никогда не был ни постоянным, ни идеальным: всегда оставалась возможность его повышения и тогда таксоны, испытавшие восходящую эволюцию, более или менее скоро вытесняли несколько отстававшие группы, жившие в той же экологической зоне.

Исследователи рудистов должны путем их палеобиологического изучения стремиться к выяснению тех конкретных черт этих животных, которыми они уступали конкурирующим таксонам и которые перестали эффективно защищать их от врагов, достигших нового уровня прогрессивной эволюции.

Наличие у рудистов необычайно толстостенной раковины, по нашему мнению, исключает или почти исключает возможность их массового уничтожения сверлящими морскими организмами и свободноплавающими хищниками; но молодь рудистов и особенно их плавающие личинки становились все более уязвимыми, все более легкой добычей для костистых рыб, которые сильно распространились по различным биотопам позднемеловой эпохи, за исключением, быть может, очень глубоких участков морей, где рудисты жить не могли.

Настаивая на своем пессимистическом заключении о возможности выяснить причины вымирания рудистов, Дешазо подчеркивала, что один из видов этой группы, *Bournonia bournoni*, в момент своего вымирания занимал огромную площадь распространения, соответствующую максимуму экспансии рода. Это, казалось бы, говорит против дарвинистского понимания процессов вымирания групп. Но ведь сама же Дешазо, описывая воображаемый процесс «старения» рудистов как группы, утверждает, что оно выражается в «прогрессивном уменьшении родов и видов». Следовательно, в истории таксона не было момента внезапного «угасания», каковое, действительно, могло бы поставить перед исследователем-дарвинистом нелегкую задачу.

Следует, наконец, принять во внимание еще одно обстоятельство. Из нынеживущих бентонных беспозвоночных некоторую аналогию рудистам представляют устрицы. Но эта аналогия довольно отдаленная: экологическая «ниша» рудистов заметно отличается от устричной. Рудисты во многом уподобились рифообразующим кораллам и возводили сооружения, более или менее напоминающие коралловые рифы. Между тем основной, исходный тип строения двустворчатого моллюска лишь в ограниченной степени допускает приспособление к такому образу существования. Для рифообразующих «сидячих» животных морского дна важной является способность бесполого размножения делением или, в

крайнем случае, почкованием. Без этого затрудняется быстрое сооружение рифов и рифообразных построек. Между тем моллюски не обладают этой способностью. Она свойственна многим морским низшим многоклеточным — водорослям, губкам, археоциатам, кораллам разных групп, мшанкам. Если даже предки рудистов, как и всех двустворок, некогда обладали такой способностью, то она была бесповоротно утрачена в процессе эволюции. Некоторые рудисты внешне напоминают формы, возникшие как бы в результате бесполого размножения, но в действительности это особи, лишь приросшие друг к другу. Таким образом, в своей экологической «нише» рудисты уступали в этом отношении некоторым другим обитателям того же самого биотопа. Это должно быть учтено исследователями, которые будут детально изучать вопрос о причинах вымирания рудистов.

ВЫМИРАНИЕ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТОВ И ЕГО ПРИЧИНЫ

В литературе по эволюционному учению, в работах по палеобиологии и исторической геологии часто рассматривается вопрос о вымирании аммонитов. Палеобиологическая летопись этих организмов относительно удовлетворительна. Все они имели раковины, способные сохраняться в ископаемом состоянии. Жили они всегда в морской среде. Это были в подавляющем большинстве случаев весьма подвижные животные; если даже они были тесно связаны со дном моря, их нельзя считать типично бентонными животными, потому что они обладали способностью активно плавать. В значительной мере благодаря этому отдельные формы аммонитов имели широкое географическое распространение. В течение долгого времени, на протяжении десятков миллионов лет, группа эта была в общем преуспевавшей, переживавшей расцвет. В ней насчитывается множество родов и видов. По раковине аммонита можно изучать ее онтогенетические изменения. В процессе индивидуального развития сильно изменялась перегородочная линия аммонита.

Все эти особенности делают аммонитов особенно ценным объектом для изучения явлений и причин вымирания. И все-таки надо сказать, что такого рода исследование сильно затрудняется потому, что вопросы экологии и экогении аммонитов до сих пор разработаны слабо. Мы располагаем лишь незначительным количеством хорошо установленных данных относительно образа жизни аммонитов и процесса их исторического развития.

Некоторые исследователи тщательно изучали перегородочную линию и ее онтогенетические изменения, но это, к сожалению, не дало специалистам возможности судить об основных чертах

строения самого животного, которое восстанавливается обычно в значительной мере произвольно. Иногда говорят, что степень рассеченности перегородочной линии служит достоверным мерилом высоты организации аммонита. Между тем многие факты истории этой группы заставляют нас полагать, что такое суждение является слишком смелым. Исторический процесс усложнения перегородочной линии, по-видимому, является, в некоторой мере, признаком повышения организации: начиная от девона в общем перегородочная линия становилась все более и более сложной. Но никак нельзя думать, что чем сложнее перегородочная линия, тем обязательно выше был организован аммонит: рассеченность перегородочной линии — один из признаков, но не единственный признак высоты организации. Высота организации всегда характеризуется комплексом взаимосвязанных биологически важных признаков.

Кроме того, очень стойкие морфологические признаки некоторых групп животных, характерные для крупных таксонов или «ступеней» эволюционного развития, в некоторых условиях становятся весьма изменчивыми. Известно, например, насколько характерно отсутствие или присутствие мантийного синуса для раковин многих групп двустворчатых моллюсков: роды, подсемейства и семейства характеризуются наличием или отсутствием такого синуса. И все-таки, как известно, в некоторых условиях синус исторически довольно быстро возникал у родов, искони обладавших цельной мантийной линией. У аммонитов, по-видимому, перегородочная линия могла сильно изменяться в сторону ее вторичного упрощения в связи с изменением образа жизни, и это вовсе не означает понижения организации. Вся беда в том, что сама перегородочная линия не дает сразу, без анализа других факторов и особенностей строения, представления о теле животного, о таких системах его органов, как нервная система, система органов пищеварения, система органов активного движения — плавания и ползания и т. д., а эти системы иногда могут достигать высокого совершенства у формы, обладающей относительно простой перегородочной линией. К этом вопросу нам еще придется вернуться.

Здесь мы должны коснуться вопроса о систематике аммоноидей. В ней много спорного. В. Е. Руженцев (1962) подразделяет надотряд Ammonoidea на отряды Agoniatitida, Goniatitida, Clymeniida, Ceratitida и Ammonitida. Мы займемся, главным образом, вопросом о вымирании аммонитов на границе мезозоя и кайнозоя; поэтому остановимся только на отряде Ammonitida, на той группе, которая, по Руженцеву, возникла в среднетриасовую эпоху и была единственной группой юрско-меловых аммоноидей. Мы будем называть эту группу, следуя Руженцеву, просто аммонитами.

С точки зрения проблемы вымирания, наибольший интерес представляют аммониты верхов верхнего мела, потому что сторонники идеи внезапного «великого мезозойского вымирания» приурочивают это событие именно к границе между мелом и третичным периодом, широко используя при этом «роковую судьбу» аммонитов.

Посмотрим, насколько оправдывается данными палеонтологической истории аммоноидей идея внезапного исчезновения этой группы моллюсков на границе мезозоя и кайнозоя. В первую очередь нам следует обратить внимание на последние моменты мелового периода. Известно, что в датском ярусе аммониты не указываются нигде. Однако, если этот ярус все еще часто причисляется к меловой системе и фигурирует там, между прочим, в схеме, утвержденной для «Основ палеонтологии» Межведомственным стратиграфическим комитетом, то все-таки существует сильная тенденция относить этот ярус уже к третичной системе. Это замечание касается вопроса о достоверности стратиграфических границ, который несомненно имеет существенное значение для освещения проблемы вымирания, но рассматривается нами с этой точки зрения в другом разделе нашей книги.

Обратимся к предыдущему, маастрихтскому, веку, принадлежность которого к меловому периоду не вызывает сомнения. Если представление о внезапном вымираний аммонитов в самом конце мела соответствует действительности, то в маастрихте должны были сразу вымереть очень многие формы этой группы.

Между тем, мы видим иную картину. Это, собственно, явствует из материалов, излагаемых в сводках, авторы которых склонны понимать вымирание аммонитов как внезапное событие, до сих пор не получившее достаточно удовлетворительного объяснения. Н. П. Луппов, Л. Д. Кипарисова и Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 20) пишут по этому поводу следующее: «В конце мелового периода аммониты полностью вымирают. В маастрихтский век доживают последние представители отряда аммоноидей, принадлежавшие к пяти надсемействам: Lytocerataceae, Turrilitaceae, Desmocerataceae, Scaphitaceae и Engonocerataceae». В «Трактате палеонтологии» Э. Басс (1952, стр. 674) пишет, что исследователей смущает «одновременность вымирания Ammonitina, с одной стороны, и постоянных стволов — с другой, к концу мела». Автор выделяет традиционные постоянные стволы, которые на протяжении истории аммонитов давали новые ветви, отмиравшие сравнительно быстро. На схеме филогенетических отношений меловых аммонитов, приводимой Басс, видно, что до конца маастрихта дожили лишь очень немногие ветви, да и те к своим дистальным концам суживаются.

Подобные схемы в большей или меньшей степени субъективны, и потому они неизбежно содержат элементы экстраполяции. Это

побуждает нас воздержаться от попытки изобразить графически современное состояние сведений о маастрихтских аммонитах. Поскольку, однако, этот материал имеет существенное значение для освещения рассматриваемой проблемы, приведем некоторые данные о родах маастрихтских аммонитов. Отметим, что отнесение тех или иных горизонтов, из которых указываются аммониты, к маастрихту, почти ни в одном случае не может считаться вполне достоверным; особенно большие сомнения внушают определения возраста местонахождений, расположенных в странах, геологическое строение которых изучено слабо. Кроме того некоторые роды приводятся только из нижнего маастрихта, а следовательно, если такие сведения правильны, они не указывают на то, что соответствующие роды дожили до конца маастрихта. В маастрихте известно едва ли более трех десятков родов, причем некоторые из них вызывают у специалистов определенные сомнения. Темпы эволюции аммонитов были очень высокие, и потому такое число родов едва ли указывает на то, что эта группа переживала тогда состояние своего расцвета. Кроме того, многие из этих родов имеют спорадическое распространение. Так, *Nostoceras* и *Coahuilites* приводятся из Техаса, *Libycoceras* — из Северной Африки, а *Indoceras* представлен лишь одним видом, до сих пор найденным только в Пакистане.

При нынешнем состоянии знаний всякие подсчеты числа родов, а тем более видов, существовавших в течение веков мела и юры, лишены серьезного значения. Все-таки стоит заметить, что, по данным Руженцева, подотряд Ammonitina от нижней юры до верхнего мела содержит 840 родов, а юра от геттанга плюс весь мел до маастрихта включают 25 ярусов. Следовательно, на каждый ярус в среднем приходится немногим более 33 родов. Гораздо существеннее то, что даже в рамках маастрихта наблюдается постепенное убывание родов, причем род бывает представлен иногда лишь одним единственным видом. Относительную бедность маастрихта формами аммонитов отмечают компетентные стратиграфы; например, М. Жинью (1952, стр. 363) писал: «Во многих областях в верхнем меле аммониты встречаются редко, и вместо них используют (для различения палеонтологических зон. — *Л. Д.*) морских ежей, белемнитов, иноцерамов или рудистов».

Тем исследователям, которые говорят о явлениях упадка и деградации морских беспозвоночных, в частности аммонитов, к концу мела, мы решаемся напомнить, что признаки упадка и приближения к «дряхлости» перед вымиранием представляют собой плоды воображения. Упрощение перегородочной линии и приближение ее типа к цератитовому или гониатитовому наблюдается в маастрихте только у предствителей Sphenodiscidae, таких, как *Sphenodicsus*, *Libycoceras*, *Indoceras*. Отклонение от спиральносвернутой раковины известно у Baculitidae и Scaphitidae. Но

мы имеем веские основания считать, что такие отклонения от «нормальной» перегородочной линии и правильной спиральной раковины вызывались приспособлением к определенным условиям существования.

Может быть, стоит отметить, что большинство групп аммонитов, якобы обнаруживающих «дегенеративные» признаки, вымерло до начала маастрихта. Например, надсемейство Tissotiaceae с так называемой псевдоцератитовой перегородочной линией, указывается от турона до кампана, причем семейство Tissotiidae считается характерным для коньякского яруса. Еще раньше, по-видимому, в позднем лейасе, существовало семейство Bouleiceratidae, представители которого имели также сильно упрощенную перегородочную линию, тоже явно цератитообразную. Неправильно свернутые и развернутые аммониты известны из ярусов, гораздо более древних, чем маастрихт. Оставляя в стороне триасовые формы, которые не относятся к аммонитинам, упомянем некоторые юрские и меловые роды с резко выраженной развернутостью или даже выпрямленностью раковины; таковы *Spiroceras* (верхний байос — бат), *Protanculoceras* (титон), *Bochianites* (валанжин), *Acrioceras* (готерив — нижний апт), *Toxoceratoides* (готерив — нижний апт), *Crioceras* (готерив — баррем), *Imerites* (баррем — нижний апт), *Colchidites* (верхний баррем — нижний апт), *Heteroceras* (верхний баррем), *Hamulin* (баррем), *Hamites* (альб — сеноман), *Idiohamites* (альб), *Ptychoceras* (баррем — альб), *Anisoceras* (средний альб — сеноман), *Turrilites* (альб — сеноман), *Nipponites* (сенон).

Таким образом, формы, относимые к «дегенеративным» потому, что их раковины не представляют правильной спирали, существовали в разные века от средней юры до позднего мела. Было бы ошибочно считать их несущими «печать вырождения» перед вымиранием. До сих пор образ жизни аммонитов вообще и развернутых или неправильно свернутых их форм в частности изучен весьма слабо. Обладатели развернутых, выпрямленных и своеобразно свернутых раковин, отклоняющихся от плоско-спирального типа, по всей вероятности, заметно уклонялись от «нормальных» спиральных форм по образу жизни. Исследователями предпринимались попытки разрешения этого вопроса, причем особо важное место в данном отношении принадлежит и работам Л. Долло (1922). Интересные соображения были высказаны также Э. У. Берри (1928). Заслуживают внимания представления К. Бойрлена (1957), согласно которым эволюция в сторону отклонения от плоско-спирального типа была связана с ростом мягкого тела за пределы полости раковины. По-видимому, гидростатический аппарат наружнораковинного головоногого значительно ограничивал приспособительные возможности, хотя и сохранял эффективность на протяжении очень длительного времени.

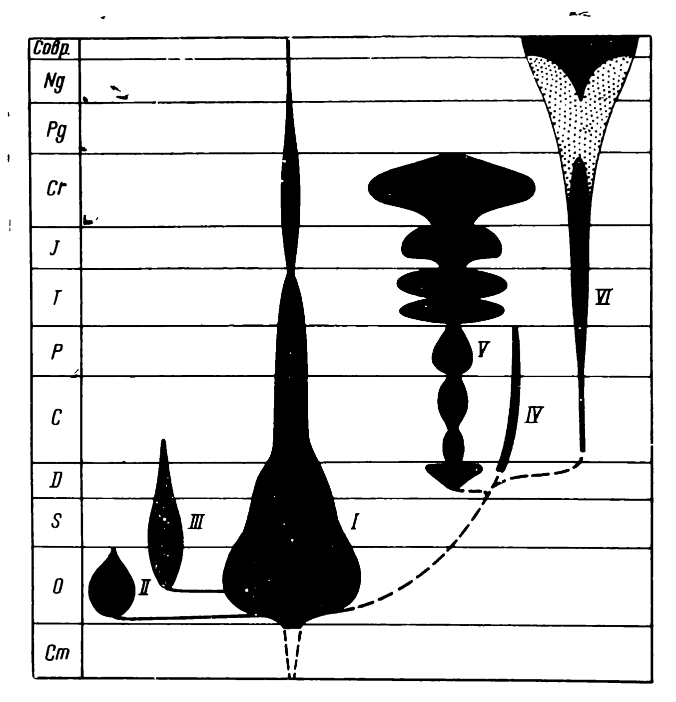


Рис. 9. Филогенетическая схема головоногих

I — Nautiloidea; *II* — Endoceratoidea; *III* — Actinoceratoidea; *IV* — Bactritoidea; *V* — Ammonoidea; *VI* — Endocochlia (по Шиманскому)

Совершенствование в новых направлениях было возможно лишь путем отхода от первоначального типа строения раковины (с перегородчатой частью из воздушных камер), которое в течение десятков миллионов лет вполне оправдывало себя, но позже оказалось в основе своей недостаточным для дальнейшего существенного совершенствования функций передвижения, захвата пищи и бегства от врагов в условиях морей позднего мезозоя, когда эволюировали мириады гораздо более опасных врагов и конкурентов с более совершенным типом строения. В отдельных случаях, быть может, эволюция развернутых и выпрямленных аммоноидей приводила к более искусному управлению движения и к большей быстроте локомоции. Однако, повторяем, этот вопрос изучен пока еще очень слабо, и надо надеяться, что специалисты по аммоноидеям вскоре займутся его всесторонним систематическим изучением.

Мы считаем нелишним воспроизвести схему филогенетического развития и геохронологического распространения основных групп головоногих, даваемую в «Основах палеонтологии»

(Шиманский, 1962). На этой схеме показано не внезапное исчезновение, а довольно плавное, хотя и быстрое, убывание аммонитов от середины до конца мелового периода (рис. 9). Тут же, правда, с помощью экстраполяции, показано быстрое возрастание численности внутреннераковинных. Тем не менее Руженцев называет окончательное вымирание аммонитов внезапным. «После длительной и блестящей эволюции, — пишет этот исследователь (1962, стр. 317), — преодолев ряд критических моментов, аммоноидеи прекратили свое существование. Внезапное их вымирание в конце мелового периода связано, по-видимому, с быстро нараставшим развитием других головоногих моллюсков — декапод и октопод. Аммоноидеи, не выдержав конкуренции этих необычайно хищных и подвижных животных, **сначала прошли через полосу заметной деградации**, а затем окончательно исчезли с лица Земли» (подчеркнуто нами. — *Л. Д.*). В этом отрывке неубедительно звучат слова о «заметной деградации». В самом деле, почему и как конкуренция со стороны мощных соперников, не говоря уже о преследовании со стороны необычайно хищных морских животных, должна была вызвать «заметную деградацию», т. е. возникновение, путем эволюции, каких-то «деградированных» форм? Нам кажется, что появление мощных врагов и опасных конкурентов должно было, наоборот, способствовать усилению отбора на подвижность и эффективные способы захвата добычи. Дегенерация, вырождение, возникновение нежизнеспособных форм или форм с пониженной жизнеспособностью в данном случае просто невероятно. В остальном замечание Руженцева представляется нам справедливым, но требующим существенного дополнения. Развитие высших форм внутреннераковинных головоногих, действительно, могло способствовать вымиранию аммоноидей, но ведь эволюция морского биоса привела в позднем меле и к другим формам, которые должны были представлять значительную опасность для аммоноидей. В течение этой эпохи широко распространились костистые рыбы, которые были, вероятно, не менее опасны для аммоноидей, чем внутреннераковинные головоногие, хотя и не принадлежали к тому же самому классу животных. Одновременно восходящую эволюцию испытывали также различные ракообразные, в том числе и хищные, брюхоногие и двустворчатые моллюски, которые становились все менее легкой добычей. Распространялись хищные рептилии, плезиозавры и особенно мозазавры, среди которых, несомненно, были формы, преследовавшие аммонитов, о чем свидетельствует любопытнейшая находка раковины (Кауфман, Кеслинг, 1960), которую прокусил какой-то мозазавр (рис. 10). Мы уже не говорим о том, что к концу мела в морях должны были появиться зубастые китообразные. Аммонитам с их «устаревшей» организацией становилось все труднее и труднее жить в этом прогрессирующем биосе.



Рис. 10. *Placenticeras* cf. *whitfieldi* Hyatt. Левая сторона раковины, прокусанной мозазавром (по Кауфману и Кеслингу)

Так или иначе, мысль Руженцева о связи между вымиранием аммонитов и развитием более совершенных внутреннераковинных головоногих, по нашему мнению, правильна. Но если, по Руженцеву, биотический фактор играл существенную роль в вытеснении аммоноидей позднего мела, то можно ли думать, что в предшествующем развитии этой группы данный фактор не имел значения? Здесь мы считаем нужным изложить соображения упомянутого выдающегося исследователя относительно кризисов в истории аммоноидей.

Первый кризис произошел на границе девона и карбона. В фаменском ярусе известно 60 родов аммоноидей, а в турнейском только 17. В конце девона вымерло подавляющее большинство родов; вероятно, полностью исчезли климении. В турнейском веке аммоноидей было мало. В целом они были, по Руженцеву, гораздо примитивнее позднедевонских. Затем в связи с развитием трансгрессии численность родов и их разнообразие все более возрастали, достигнув максимума в визейское и намюрское время (соответственно, 37 и 35 родов), после чего наметился некоторый перелом в обратном направлении. Новая, еще более значительная вспышка формообразования, связанная уже с резким сокращением морей, происходила в артинское и казанское время (по 47 родов).

На границе перми и триаса произошел второй кризис в истории аммоноидей. Если в казанское время по имеющимся данным существовало 47 родов, то в татарском уже только 15, из которых 9 относились к цератитам. Гониатиты вымерли полностью и бесследно, агониатиты перешли в триас (Sageceratidae) и, хотя имели очень высокую организацию, до конца своего существования были группой совершенно подчиненного значения.

«В пермских морях, — продолжает Руженцев (1962, стр. 316), — цератиты не играли сколько-нибудь существенной роли. По своей организации они были несравненно ниже одновременных с ними агониатитов и гониатитов. В раннетриасовую эпоху развитие цератитов получило необычайно бурные темпы; из соответствующих отложений известно уже 120 родов. Резкое сокращение шельфовых зон оттеснило выжившие группы в более глубоководные участки геосинклинальных бассейнов, где и началось быстрое их размножение и приспособление к новым экологическим условиям. Основная масса раннетриасовых цератитов по сложности структуры уступала многим пермским группам, но затем постепенно выделились ветви с весьма высокой организацией, существовавшие почти до конца триасового периода. В анизийское время от цератитов отделился отряд аммонитов, представители которого на протяжении всего триасового периода были не только весьма малочисленны, но и сравнительно низко организованы». Эти строки из работы Руженцева требуют, нам кажется, некоторых пояснений.

Исследователи, отмечающие кризис в истории аммоноидей на границе перми и триаса, забывают, что существует неполнота геологической летописи, в силу которой могут быть редки или даже совершенно отсутствовать в отложениях данного крупного отрезка геологического времени целые группы форм, которые должны были тогда существовать и несомненно существовали. Ньюэлл (1962, стр. 598) справедливо отмечает, что «морские нижнетриасовые ассоциации» примечательны «редкостью и странным отсутствием» некоторых групп, которые были разнообразны и обильны и ранее, и позднее. Например, фораминиферы, иглокожие, замковые плеченогие, брюхоногие и членистоногие в нижнем триасе чрезвычайно редки. Кораллы, мшанки и сифонные водоросли, по словам Ньюэлла, в породах этого возраста, по существу, не известны, хотя они встречаются и в верхней перми, и в среднем триасе. Морской нижний триас богат лишь двустворчатыми моллюсками, аммоноидеями, беззамковыми плеченогими и хрящекостными рыбами. Но и эта группы не так разнообразны, как в предыдущие и последующие времена. Это Ньюэлл объясняет, подобно многим другим исследователям, какими-то особенными и замечательно однообразными абиотическими условиями среды по всему земному шару. Однако ведь каждому палеобиологу и геологу, если

он отвергает идею повторного чудесного творения органических форм божественной силой, понятно, что все эти редкие или отсутствующие в раннем триасе группы должны были существовать где-то за пределами геологически и палеобиологически изученных территорий и притом в достаточном обилии разнообразных форм.

Таким образом, «кризис» в начале триаса зависит, прежде всего, от неполноты ископаемой летописи. Это явление имеет силу отнюдь не только в истории наземных организмов; оно, несомненно, достаточно резко выражено и в истории морских фаун.

Следовательно, прежде чем устанавливать мировой кризис в историческом развитии тех или иных крупных таксонов, необходимо каждый раз учитывать фактор неполноты ископаемой летописи. Этим мы отнюдь не хотим сказать, что больших «переворотов» в развитии фаун и флор не было вовсе или что мы должны просто отказаться от установления таких событий. Мы только подчеркиваем, что выяснение подобных «переворотов» — дело сложное, трудное и что нельзя спешить с заявлениями о «мировых кризисах» без тщательного всестороннего изучения вопроса в каждом отдельном случае.

Нужна определенность при установлении «кризиса» в истории аммоноидей на границе перми и триаса. Сам Руженцев, как мы видели, говорит о сокращении числа их родов в поздней перми. То же отмечает и Ньюэлл, который утверждает, что в течение позднепермской эпохи численность и разнообразие аммоноидей сократились; тогда они были представлены лишь пятью семействами против 12 в средней перми и 25 в раннем триасе. Поступательное убывание численности и разнообразия аммоноидей в поздней перми едва ли говорит в пользу их кризиса на границе перми и триаса; нечто похожее на «кризис» отмечается еще в поздней перми, хотя мы и не знаем в точности, что значит «упадок» этой группы в течение указанной эпохи и не связано ли также это явление с неполнотой летописи.

Далее, по Руженцеву, на границе триаса и юры произошел третий кризис в истории аммоноидей. Если из норийских отложений известно 93 рода, то из рэтских — уже только пять. К концу триасового периода вымерли все цератиты. Представители подотряда Phylloceratina пережили этот кризис и стали исходной группой для всех последующих филогенетических ветвей отряда аммонитов.

В юрском периоде происходила колоссальная трансгрессия, прерванная поднятиями и регрессивными движениями раннемеловой эпохи. Вторая огромная трансгрессия началась в альбе и продолжалась в течение всей позднемеловой эпохи. В начале юры от Phylloceratina отделились подотряды Lytoceratina и Ammoni-

tina. Первые юрские аммониты отличались еще сравнительно низкой организацией, но затем в процессе сложной эволюции достигали большого совершенства.

Новой и характерной чертой юрско-мелового этапа развития аммоноидей был широкий захват ими эпиконтинентальных морей, сопровождавшийся многообразным приспособлением к новым условиям жизни.

В связи с нижнемеловой регрессией в развитии аммонитов наметился временный упадок. В альбе, т. е. в начале новой трансгрессии, имела место резкая вспышка формообразования (почти 160 родов). Затем наступила полоса нового, еще более значительного упадка. При этом развитие часто шло по пути гетероморфизма или большого упрощения огранизации и значительного возврата к прошлому.

Наконец, на границе мела и палеогена произошел, по Руженцеву, четвертый и последний кризис в истории аммоноидей, о котором мы уже говорили.

В общем Руженцев ставит эволюцию и вымирание аммоноидей в зависимость, прежде всего, от морских регрессий и трансгрессий и тектонических движений. Только в отношении последнего, четвертого, кризиса он предполагает участие биотического фактора в вымирании аммоноидей. К этой мысли Руженцев, видимо, приходит потому, что к концу мезозоя получают широкое развитие внутреннераковинные головоногие, которые, действительно, могли быть опасными врагами и конкурентами аммонитов. Однако и в предыдущие этапы истории аммоноидей вполне могли действовать биотические факторы. Не обязательно, чтобы в вытеснении аммоноидей решающая роль принадлежала группам того же самого класса. В этой связи подчеркнем, что нам непонятны решительные суждения Руженцева о высоте организации и о деградации аммоноидей. Существующие в настоящее время сведения не позволяют делать выводы об очень высокой организации одних из них, менее высокой других и относительно низкой третьих. В особенности рискованными представляются нам соображения о деградации некоторых групп организмов, да еще деградации, связанной с конкуренцией со стороны более высоко организованных головоногих. Суждения о высоте организации у Руженцева основываются, насколько мы могли понять, на характере перегородочной линии. Мы не думаем, чтобы упрощение перегородочной линии означал «возврат к прошлому». Как мы уже сказали, степень рассеченности отнюдь не может считаться единственным или хотя бы главным показателем высоты организации. Эволюция предков коньякских псевдоцератитов и других меловых форм с упрощенной перегородочной линией была, очевидно, приспособительной, и развитие таких форм вполне совместимо со значительным общим повышением организации.

Надо полагать, что основным фактором вытеснения аммоноидей всегда был фактор биотический. На границе девона и карбона такой фактор могли представлять широко распространившиеся относительно подвижные челюстноротые рыбы, на границе перми и триаса существенная роль в вытеснении многих аммоноидей могла принадлежать опять-таки рыбам, только гораздо более высоко организованным, более подвижным и потому более опасным. Позже распространились голостеи, еще более совершенные рыбы, господствовавшие в юре. В позднем меле распространились уже наиболее совершенные из лучеперых рыб — костистые, которым было нетрудно и конкурировать с аммонитами, и истреблять их. Параллельно с этим, на всем протяжении века аммонитов, от девона до верхнего мела включительно, совершенствовались и становились все опаснее для своих конкурентов и жертв другие группы животных, принадлежащих к разным таксонам беспозвоночных. Без «давления» со стороны биотического фактора трудно представить себе неуклонное восходящее развитие аммоноидей; в противном случае мы, подобно Руженцеву, должны были бы прибегать к невероятным предположениям о вымирании аммонитов вследствие изменения физических и химических условий среды, непосредственно и прямо зависящего от тектонических движений и колебаний уровня океана. Прогрессивная эволюция, с дарвинистской точки зрения, совершается в условиях тесных взаимоотношений между различными формами биоса. А без допущения прогрессивной эволюции непонятно исчезновение всего множества форм, принадлежащих к широко распространенным таксонам, которые длительно и стойко занимали видное или даже господствующее положение в среде данного типа.

Мы не можем принять то представление об эволюционном прогрессе, восходящей эволюции, высоте организации, которого придерживается Руженцев. Мы не можем допустить, что *Pinacoceras metternichi* (Hauer), живший в норийском веке позднего триаса и обладавший самой сложной из лопастных линий, какие только описывались у аммоноидей, имел более высокую организацию, чем, скажем, позднемеловые аммониты, хотя бы тиссотииды коньяка и другие меловые формы, у которых перегородочная линия напоминает цератитовую или даже гониатитовую. Какие у нас основания думать, что у пинакоцерасов органы зрения, например, были организованы совершеннее, чем у якобы дегенерировавших (да еще под влиянием конкуренции или ухудшенных условий существования!) меловых форм? Можем ли мы утверждать, что пинакоцерасы совершеннее управляли движениями своего тела, чем многие позднемеловые аммониты? Пока что мы очень слабо осведомлены о биологии аммоноидей (мы вполне можем рассчитывать на расширение и углубление на-

ших познаний в этой области!), чтобы на основе фактических данных ответить на эти вопросы. Но уже теперь мы должны воздерживаться от заведомо неправдоподобных предположений, противоречащих тому, чему нас учит дарвинистская биология. Промежуток времени от середины позднетриасовой эпохи до середины, а тем более до конца позднемеловой эпохи не мог пройти без существенных эволюционных «изобретений» широко распространенных групп, господствовавших в морях и океанах мезозоя.

Здесь нужно коснуться вопроса о так называемой итеративной эволюции, или повторном формообразовании у аммонитов. По этому вопросу У. Дж. Аркелл (1957, стр. 103) писал, что «возможности вариации всех признаков аммонитовой раковины ограничены так же, как и возможности комбинаций факторов среды, к которым должны были приспособляться аммониты. Поэтому на протяжении всего мезозойского времени должны были повторно возвращаться сходные адаптации». Это правильно до известной меры, но только в отношении именно раковины. То же самое в гораздо более обескураживающей степени справедливо относительно раковины брюхоногих, адаптации органов которых еще менее отражены на раковине и ее признаках. Поэтому сходные формы аммонитов могут действительно появляться в разные моменты, на разных уровнях геологической серии. Дело, однако, в том, что гомеоморфия раковины далеко не обязательно отражает гомеоморфию мягкого тела, заключенного в раковину. Гомеоморфия анатомического строения тела и его главных органов тем вероятнее, чем ближе друг к другу по времени существования соответствующие формы — роды, подсемейства, семейства, а тем более виды. Сходство общего облика раковины и даже ее скульптуры, по всей вероятности, возможно и при глубоких различиях в строении и высоте организации тела аммонита. Очень близкое сходство в морфологическом строении и адаптациях раковин аммонитов, живших в различные геологические периоды, эпохи и века, вполне совместимо с радикальными различиями соответствующих форм в отношении высоты их организации.

Для объяснения вымирания аммоноидей примерно на границе мела и кайнозоя Руженцев правильно учитывает распространение в морях и океанах животных, более совершенных, чем аммоноидеи, а именно внутреннераковинных головоногих. Мы уже знаем, что не менее роковую угрозу представляли для аммоноидей костистые рыбы, не говоря уже о других первичноводных позвоночных, которые так же должны были усиленно истреблять аммоноидей.

Но восходящее развитие всего морского биоса происходило не только в позднем меле; оно совершалось на всем протяжении геологической истории жизни, а в частности, в течение всего вре-

мени существования и развития аммоноидей. Девон, карбон, пермь, триас, юра и весь мел, а не только его конец были периодами, в течение которых шла упорная борьба за существование, ведшая к победе одних форм и вытеснению других. Нельзя думать, что в истории аммоноидей были какие-то этапы благорастворения воздухов и изобилия плодов земных, когда таксоны мирно развивались, и этапы стихийных бедствий, когда многие таксоны уничтожались. Борьба и развитие, вымирание и процветание были для разных групп каждого большого таксона во все геологические эпохи.

У исследователей мезозойских аммонитов большой популярностью пользуется концепция, которая была выдвинута Г. Зальфельдом (1913), а затем развита Г. Фребольдом (1922) и некоторыми другими крупными специалистами. Ее и ныне принимают многие авторитетные исследователи. Суть этой концепции заключается в том, что на протяжении долгого времени (большей части мезозоя) существовал консервативный ствол аммонитов, состоявший из Phylloceratina и Lytoceratina и представленный мало изменяющимися формами, но многочисленные обособлявшиеся от этого ствола отпрыски, различные роды аммонитов, быстро эволюировали и быстро вымирали. Таким образом, боковые ветви отпадали, но центральный ствол долго сохранялся. Эта концепция здесь интересует нас постольку, поскольку она затрагивает проблему вымирания. Тут неуместно входить в детальное рассмотрение концепции Зальфельда, развитой и видоизмененной некоторыми последующими исследователями, но считаем нужным заметить, что сторонники этой концепции не дали объяснения ни стойкости основного ствола, который держался примерно до конца мела, ни отмирания боковых ветвей. Представители ствола существовали, по-видимому, главным образом, в огромной широтной полосе Мезогеи. Чем же была обусловлена их долговечность? Боковые отпрыски во множестве отходили в разные стороны. Чем объясняется их быстрое вымирание? Концепция эта слишком, как нам кажется, схематична; она возникла и развивалась, по нашему мнению, в отрыве от конкретных фактов филогенеза и экогенеза аммоноидей. Но вполне возможно, она все же содержит рациональное зерно. Впрочем, из дальнейшего будет видно, что по крайней мере в некоторых случаях эта концепция обросла подробностями, которые делают ее невероятной. Басс (1952), как это принято в большинстве сводок и вообще палеонтологических работ, утверждает, что окончательное вымирание аммоноидей было одновременно вымиранием постоянных стволов, под которыми она подразумевает те группы, которые, по представлениям многих исследователей, давали начало всему разнообразию аммоноидей после очередного вымирания. Этого автора не смущает вымирание всего множества родов аммонитов в конце мезозоя;

в той стадии, в которой находились ветви, составлявшие группу Ammonitina в конце мела, их исчезновение сравнимо с исчезновением всех других ветвей этой группы в течение мезозоя. «В действительности,— говорит Басс (1952, стр. 674),— настоящим вымиранием аммоноидей является вымирание постоянных производящих стволов, которое в данной стадии их эволюции никак нельзя было бы предвидеть». Под постоянными производящими стволами этот автор, как и некоторые другие, понимает группу литоцератид и филлоцератид.

Басс (там же, стр. 674) отмечает, что в «позднем сеноне отпрыски производящих стволов рассеивались во всех направлениях, очень далеко от мезогейской полосы, которая была их колыбелью и так долго оставалась их убежищем. Эта периферическая дисперсия, которая оказывалась для них очень вредной, как кажется, связана с быстрыми изменениями тектонического происхождения в распределении морских пространств и глубин. Таким образом, исчезновение Ammonitina, а также кризис, который в ту же эпоху претерпели Nautiloidea, вполне могли зависеть от одной и той же внешней причины».

Освобождение места в морских биологических сообществах вследствие вымирания аммоноидей благоприятствовало, по мнению Басс, распространению и «возрождению» в палеоцене стержня наутилоидей. Басс думает, что в конце мела испытали одновременно кризис наутилоидеи и Coleoidea (к которым принадлежат белемниты); вымирание же аммоноидей, обусловившее недостаточную занятость некоторых морских пространств, вероятно, способствовало одновременному возобновлению развития наутилоидей и декапод.

Едва ли можно согласиться с объяснениями Басс. Многие ученые связывают вымирание аммонитов с тектоническими движениями, вызвавшими резкие изменения в распределении основных океанических зон. Однако тектонические движения, как трансгрессии и регрессии морей на обширных пространствах поверхности земного шара, могли происходить геологически довольно быстро, но слишком медленно для того, чтобы вызвать вымирание аммонитов и особенно тех родов, которые имели весьма широкое распространение. Чрезвычайно странной представляется нам идея Басс, по которой будто бы вследствие геологических преобразований земной поверхности аммониты были выселены из мезогейской полосы, их родины и убежища, и разогнаны к периферическим полосам, где они не могли жить и вскоре вымерли.

Изложенное приводит нас к следующим выводам относительно условий и причин вымирания мезозойских аммоноидей.

1. При нынешнем уровне знаний по признакам раковины аммонитов трудно судить о высоте организации отдельных форм или

групп. Усложнение перегородочной линии, как правило, очевидно, сопряжено с прогрессивной эволюцией, но в некоторых случаях реверсивное упрощение этой линии совершалось, по-видимому, и при общем восходящем характере эволюции. Степень сложности перегородочной линии, вопреки мнению некоторых исследователей, нельзя считать мерилом высоты организации, вполне достаточным для всех групп аммонитов.

2. Основная причина вымирания аммоноидей заключалась во взаимоотношениях с окружающим биосом. Истреблению хищниками подвергались преимущественно формы, отстававшие от остальных членов группы по высоте организации. Менее совершенные, менее приспособленные к жизни в данных условиях вытеснялись более совершенными. К исчезновению родов вели конкуренция и хищничество отнюдь не только со стороны других членов того же класса, но и со стороны самых разнообразных элементов морского биоса, включая рыб, ракообразных, перешедших к водному образу жизни рептилий и млекопитающих, а также в некоторых случаях преследование со стороны летающих рептилий — птерозавров и птиц.

3. Угасание аммоноидей к концу мела не было внезапным актом: к вымиранию всего комплекса аммоноидей вело исчезновение отдельных родов в разные моменты позднего мела, в частности в течение сенона. До маастрихта дожили относительно малочисленные роды. Среди них было немало таких, которые имели очень ограниченные ареалы, а некоторые из них исчезли еще в раннем маастрихте, не дожив, судя по имеющимся данным, до позднего маастрихта.

4. Существенные морфологические изменения раковины, как ее развертывание, выпрямление или сложное, даже «путаное» завертывание, а также упрощение перегородочной линии не имеют непосредственного отношения к процессу вымирания. Нет ни малейших оснований говорить о дегенерации таксонов — видов, родов, семейств, якобы обреченных на вымирание.

5. Наиболее активными истребителями позднемеловых аммонитов были, вероятно, костистые рыбы; многие представители этой группы рыб, чрезвычайно быстро двигавшихся и обладавших высокой способностью почти мгновенно менять направление плавания, были грозными конкурентами аммонитов.

6. В общем нет ничего удивительного, что моллюски, в основном активно плавающие, но обладавшие довольно громоздким гидростатическим аппаратом, в каком не нуждались ни костистые рыбы, ни акулы, ни внутреннераковинные головоногие, должны были сойти со сцены вследствие появления различных совершенных пловцов и в том числе опасных хищников.

7. Вымирание различных групп аммоноидей на всем протяжении времени их существования тоже в основном зависело от

межвидовых отношений в соответствующих биотопах. Выживали относительно более совершенные, вымирали менее совершенные.

8. Физико-географические изменения, вызываемые тектоническими движениями земной коры, изменяли обстановку, в которой могла развертываться борьба между конкурирующими формами, а также между жертвами и хищниками, но не были факторами, непосредственно ведшими аммоноидей к вымиранию.

9. Концепция постоянного «производящего ствола» и расходящихся от него недолговечных ответвлений носит на себе печать надуманности и искусственности. Но ее пересмотр на основе фактов экогенеза аммонитов может привести к более правильному представлению о ходе исторического развития и вымирании этой группы.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ И ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В предыдущих главах мы рассмотрели вопросы о факторах вымирания некоторых групп беспозвоночных животных. Мы могли бы проанализировать с этой точки зрения историю также других групп, если бы не опасались непомерного увеличения объема книги. Думаем, впрочем, что в этом нет надобности, поскольку мы уже разобрали довольно характерные случаи. Отметим, однако, что развитие других таксонов беспозвоночных подтверждает сделанные нами выводы.

Это касается, например, крупных фораминифер, имевших огромное распространение в некоторые эпохи палеозоя и третичного периода. История археоциатов показывает и расцвет этой группы, и ее угасание примерно к среднему кембрию, которое нельзя объяснить никакими земными или космическими катастрофами. Постепенное вымирание четырехлучевых кораллов к концу палеозоя, немногие из которых продолжают, видимо, существовать в триасе, тоже объяснимо лишь на основе дарвиновской теории. История мшанок изучена пока еще слишком слабо для широких обобщений относительно факторов вымирания этих организмов. Из мшанок в ископаемом состоянии сохраняются, как известно, почти только представители одного класса — голоротые, или Gymnolaemata. Из отрядов этого класса отряд Trepostomata, в основном палеозойская группа, исчезает из палеобиологической летописи довольно постепенно (последние его представители известны в триасе). Отряд Cryptostomata, тоже преимущественно палеозойский, окончательно вымирает не в конце этой эры, а несколько позже — в триасе.

Надо, однако, заметить, что для изучения явлений вымирания таксонов существенное значение имеет соответствие систематики филогенетическому принципу. И. П. Морозова (1967), произведшая ревизию мшанок поздней перми, утверждает, что систематика мшанок, принятая в «Основах палеонтологии», является устаревшей. Тем не менее история этих организмов раскрывает панораму исчезновения палеозойских групп в течение поздней перми. В верхней перми найдено, по Морозовой, 54 рода мшанок, живших в Евро-Сибирской и Кавказо-Синийской областях. 18 родов появились и вымерли на разных этапах гваделупского века (позднепермская эпоха делится на более ранний, или гваделупский, и более поздний, или джульфинский, века). К концу гваделупского века вымерло 38 родов мшанок. В джульфинском Секе развитие мшанок продолжалось лишь в бассейнах Кавказо-минийской области, располагавшихся в районе Закавказья, Приморского края, Пакистана, Южного Китая и Индонезии. В этих бассейнах доживали 17 родов. К концу джульфинского века 13 родов вымерло и лишь четыре рода доживали в средиземноморских бассейнах триаса. Вымирание позднепермских мшанок сМорозова (там же, стр. 57) объясняет «резким сокращением морских бассейнов» в гваделупском и особенно джульфинском веке.

Таким образом, и в данном случае предполагается гипотеза вымирания морских животных как прямого следствия резкого изменения физико-географической обстановки. Такое объяснение исчезновения чрезвычайно широко распространенных таксонов представляется нам мало убедительным.

История различных классов моллюсков содержит немало фактов, анализ которых мог бы подтвердить дарвинистское понимание причин вымирания. Однако мы уже рассмотрели с этой точки зрения рудистов и мезозойских аммонитов. На этой последней группе мы остановились отнюдь не потому, что она лучше, чем все другие группы головоногих, позволяет обосновать наше понимание причин вымирания органических форм и их групп. В этом смысле, пожалуй, более благодарной является группа, которую в «Основах палеонтологии» именуют подотрядом Belemnoidea отряда Decapoda (Крымгольц, 1958). В «Трактате по палеонтологии», издаваемом под редакцией Ж. Пивто, Ж. Роже (1952) рассматривает эту группу тоже как подотряд отряда Decapoda. Это вымершие организмы, которые общепринято называть белемнитами или белемноидеями.

Принадлежащее к этому подотряду семейство Bayanoteuthidae — настоящие белемниты в широком смысле слова. Это, быть может, сборное, искусственное семейство (Роже, 1952), объединяющее формы, показывающие переход от типичных белемнитов к Sepioidea. Ростр, как правило, более или менее значи-

тельно редуцирован. Фрагмокон часто обнаруживает тенденцию к несколько дуговидной согнутости. Сюда относится несколько родов, указываемых почти исключительно из эоцена. В более молодых отложениях байанотеутиды не обнаружены. Так или иначе, даже сторонники проведения резких границ между системами вынуждены признать, что некоторые настоящие белемноидеи или их несомненные потомки вместо того, чтобы окончательно исчезнуть на границе меловой системы и кайнозоя, пересекают ее и обнаруживаются в геологической летописи по крайней мере до середины эоцена.

Такие факты вполне объяснимы с позиций дарвинистского понимания развития и вымирания.

Следует отметить весьма примечательное явление неполноты геологической летописи белемноидей. Известно, что ростры этих вымерших головоногих во многих случаях исключительно резистентны и потому сохраняются в переотложенном состоянии: вымытые из мезозойских, например верхнеюрских, пород, они во множестве сохраняются в четвертичных отложениях, подобно гальке. И тем не менее в летописи белемноидей существуют два знаменательных разрыва. Единственная находка нижнекаменноугольного рода была сделана в Северной Америке; это *Eobelemnites*. Впрочем, автор новейшей монографии об ископаемых Coleoidea Ю. А. Елецкий (1966) считает несколько сомнительной принадлежность единственного экземпляра этого рода к нижнему карбону (миссисипию). В более высоких горизонтах карбона не найдено ни одного образца, в перми указывается только *Dictyoconites groenlandicus* Fischer. Затем следуют формы триаса и более поздних периодов мезозоя. Байанотеутиды — преимущественно эоценовая группа; но, по-видимому, не исключена возможность, что она переходит и в нижний олигоцен.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.

Прослеживая историческое развитие различных групп беспозвоночных, мы сталкиваемся с одним крупным затруднением — неполнотой наших сведений об ископаемых представителях соответствующих групп, во многом зависящей от характера палеобиологической летописи, ее явного несовершенства. Это, однако, не лишает нас возможности искать причины исчезновения таксонов.

Группы вымерших беспозвоночных во многих случаях представлены довольно обильным ископаемым материалом. Правда, некоторые рассмотренные нами таксоны имели довольно узкое экологическое распространение: они связаны с определенными фациями, вне которых встречаются редко (например, граптолиты, рудисты). Но если соответствующие фации богато представлены в геологических разрезах разных стран, то обычные для них ископаемые формы беспозвоночных могут служить хорошим

исходным материалом для вскрытия закономерностей и причин вымирания крупных таксонов.

В истории многих групп беспозвоночных устанавливается последовательное угасание таксонов. Графическая схема хронологического распределения таких таксонов показывает довольно постепенное убывание, завершающееся полным исчезновением. Такая «фигура» вымирания вполне соответствует дарвинистскому пониманию вымирания и его причин.

Однако материал ископаемых беспозвоночных представляет довольно трудный объект для расшифровки образа жизни и высоты организации вымерших форм. Это — момент, значительно осложняющий использование данного материала для распознания причин вымирания. Примерами могут служить даже такие сравнительно хорошо изученные моллюски, как аммониты позднего мезозоя. Морфология раковины аммонита дает гораздо больше указаний относительно образа жизни, онтогенеза и высоты организации животного, чем, например, раковина пластинчатожаберного. И все же такие указания при нынешнем уровне знаний оказываются недостаточными для суждения о сравнительной высоте организации разных таксонов мезозойских аммонитов, а также об их отношениях к среде. Это мешает выяснению причин вымирания в конкретных случаях и нередко вынуждает нас ограничиваться лишь общими правдоподобными соображениями о ходе исчезновения таксонов и причинах процесса вымирания.

Тем не менее все рассмотренные нами примеры показывают, что вымирание беспозвоночных объяснимо только с позиций дарвинизма. Иные попытки объяснения подобных событий оказались при детальном их анализе совершенно несостоятельными.

Здесь нелишне будет коснуться некоторых методологических вопросов изучения проблемы вымирания организмов на основе данных из истории беспозвоночных животных.

Прежде всего, по соображениям принципиального характера ни дарвинисты, ни постнеодарвинисты, ни другие материалистически мыслящие биологи не могут признать научными толкования причин вымирания, исходящие из явно идеалистических предпосылок. Так, идея какого-то сверхъестественного фактора вымирания рудистов должна быть признана заведомо несостоятельной.

В отдельных случаях гипотезы катастрофистского характера могут показаться приемлемыми. Однако очень часто оказывается, что для объяснения вымирания одной группы постулируют действие определенного фактора в одном направлении, а для объяснения одновременного вымирания другой группы допускается действие того же фактора в прямо противоположном направлении. Авторы «ударных» гипотез вымирания различных групп беспо-

звоночных, например, граптолитов или аммонитов, нередко упускают из вида, что эти гипотезы не согласуются с фактами исторического развития биоса.

Наиболее тщательно разработанные гипотезы такого рода исходят из допущения локальных или региональных изменений абиотической среды, которые не могли вести к вымиранию широко распространенных, а тем более космополитических таксонов.

Авторы почти всех таких гипотез умаляют значение неполноты наших знаний о жизни прошлых геологических времен. Выдвижение подобных гипотез связано с игнорированием противоречий внутри органического мира. Эти исследователи забывают также тот факт, что основные группы беспозвоночных существуют на протяжении всего фанерозоя или значительной его части непрерывно.

Для правильного научного подхода к освещению проблемы вымирания органических форм необходимо, по мере возможности, воссоздавать картины биоценотических отношений в среде, где жили, эволюировали и вымирали соответствующие таксоны.

РАЗДЕЛ ПЯТЫЙ

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ В ИСТОРИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ НЕКОТОРЫХ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ

Палеобиологическая летопись первичноводных позвоночных дает много материалов, очень поучительных для понимания причин смены одних групп другими. История рыбообразных позвоночных и настоящих рыб убедительно свидетельствует о восходящем развитии, прогрессе основных групп этих организмов с течением геологического времени. Экспансия новых, более совершенных форм обычно оказывается связанной с оттеснением и вымиранием старых и менее совершенных. Мы сошлемся лишь на некоторые примеры, иллюстрирующие это положение, и подчеркнем, что их число можно было бы значительно умножить. Кроме того, те примеры, которые мы здесь рассмотрим, можно было бы осветить гораздо более подробно и глубже.

Ископаемые остатки древнейшей по времени появления и наиболее низкоорганизованной группы первичноводных позвоночных — бесчелюстных встречаются от нижнего ордовика, более многочисленны они в верхнем силуре, особенно обильны в нижнем девоне; большинство их вымерло к началу среднего девона. Лишь несколько родов из подклассов цефаласпидов и беспанцирных класса непарноноздревых дожили до начала позднего девона, а отряд псаммостеидов из подкласса птераспидов класса парноноздревых переживал расцвет в среднем девоне — начале позднего девона и вымер к середине позднего девона (Обручев, 1964). Принадлежащие к тому же стволу бесчелюстных нынеживущие круглоротые в ископаемом состоянии не известны и представляют реликтовую группу, о чем говорится в другом месте этой главы и разделе, посвященном проблеме реликтов.

Таким образом, сторонники катастрофизма могли думать, что некогда обильная и господствовавшая группа позвоночных — ствол бесчелюстных — нацело вымерла вследствие какого-то резкого и внезапного изменения в абиотической среде. Этот «переворот» можно было бы признать не менее импозантным, чем знаменитое «великое вымирание» на границе мезозоя и кайнозоя, которое представляется более впечатляющим прежде всего потому, что в раннем и среднем палеозое весь «мир позвоночных» был гораздо однообразнее, чем в конце мезозоя, и притом расшифрованная доныне летопись знакомит почти исключительно с первичноводными, а не наземными позвоночными силура и девона.

Древнейшие из всех найденных до сих пор первичноводных челюстноротых (рыб в более узком смысле слова) известны из силура и девона. Пластинокожие, или плакодермы, были встречены в верхнем силуре Чехии; эта группа достигла своего расцвета в девоне и вымерла до окончания данного периода.

Филогенетические отношения цефаласпидов показаны на рис. 11. Эти рыбообразные позвоночные существовали преимущественно в позднем силуре и раннем девоне. Лишь немногие продолжали жить в среднем девоне и совсем малочисленные известны из низов позднего девона.

Схема филогенетических отношений и геохронологического распределения птераспидов, изображенная на рис. 12, показывает, что самые древние представители встречены в ордовике, наибольшего разнообразия эта группа достигает в раннем девоне, а наиболее поздние формы вымирают еще до конца девона.

Итак, уже сопоставление хронологических диапазонов древнейших бесчелюстных и древнейших челюстноротых наводит на мысль, что из этих двух групп, обитавших приблизительно в одной и той же экологической зоне, первая была вытеснена в основном второй группой, более совершенно приспособленной к обитанию в мелководной среде, да и вообще более высоко организованной.

Нелегко судить об адаптивных преимуществах одних рыбообразных палеозоя и даже более поздних времен перед другими представителями этой обширной группы: по скелетным остаткам едва ли можно составить полное представление о приспособительном значении всех других систем органов этих ископаемых животных, например об относительном совершенстве почти всего пищеварительного аппарата и репродуктивных органов.

Бесчелюстные палеозоя были лишены челюстей и зубов. Поэтому они существенно уступали челюстноротым первичноводным позвоночным по способам добывания пищи и защиты от врагов-хищников. Палеонтологам известны лишь те бесчелюстные, которые обладали наружным скелетом. Естественно думать, что такой скелет нес прежде всего защитную функцию. Это были донные животные мелководья морей и лагун, солоноватоводных водоемов, малоподвижные по сравнению с более совершенно организованными первичноводными позвоночными. У многих же форма тела, уплощенного в дорсо-вентральном направлении, говорит о том, что обычно они лежали на дне или очень медленно передвигались по субстрату. Впрочем, вполне возможно, что эти существа нуждались в наружном панцире не только для защиты от всевозможных мелких и крупных врагов.

Примитивнейшие челюстноротые подклассов членистошейных (Arthrodira) и антиархов (Antiarchi) класса пластинокожих (Placodermi) уже обладали значительными преимуществами перед бесчелюстными. У них были челюсти, которые могли служить для захвата пищи и ее размельчания. Среди них были настоящие хищники, и многие из них передвигались несомненно активнее, чем бесчелюстные, в частности, плавали. «Развитие шло,— пишет Д. В. Обручев (1964, стр. 127),— вполне логично от плоскотелых

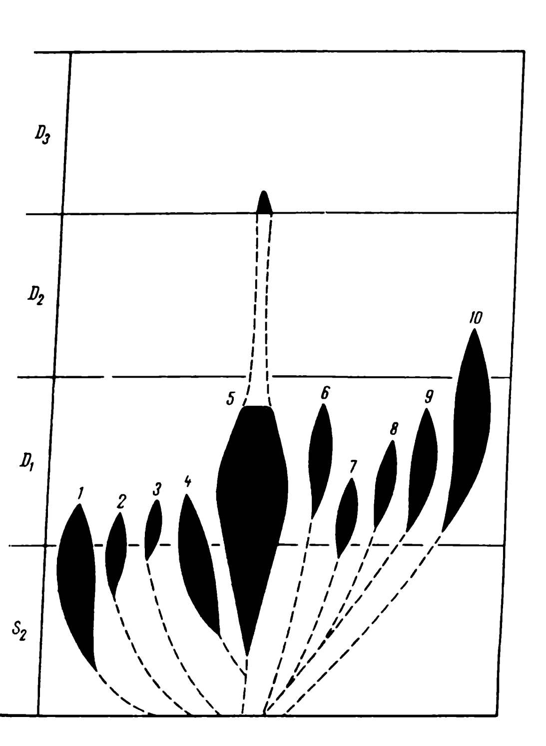


Рис. 11. Филогенетические отношения Osteostraci

1 — Tremataspididae; 2 — Tannuaspididae; 3 — Sclerodontidae; 4 — Ateleaspididae; 5— Cephalaspididae; 6—Kiaeraspididae; 7—Hemicyclaspididae; 8 — Mimetaspididae, 9 — Benneviaspididae; 10 — Nectaspididae (по Обручеву)

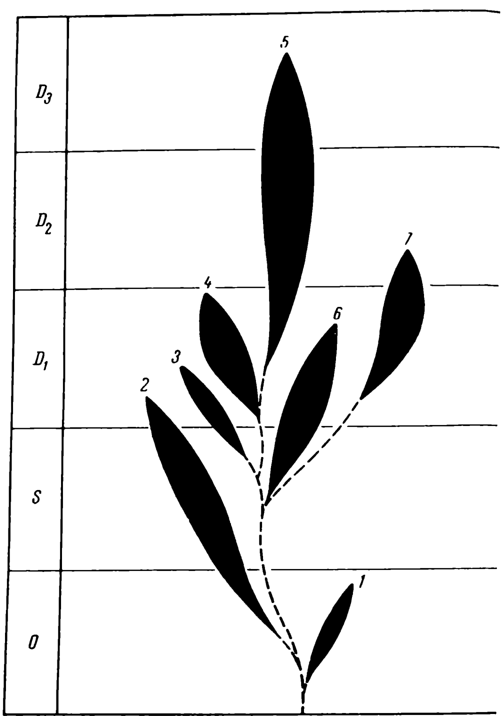


Рис. 12. Филогенетические отношения Heterostraci

1 — Astraspidida; 2 — Eriptychiida; 3 — Traquairaspidida; 4 — Pteraspidida; 5 — Psammosteida; 6—Cyathaspidida; 7—Amphiaspidida (по Обручеву)

придонных нижнедевонских рыб с длинным плечевым панцирем и слабыми челюстями к высокотелым подвижным формам с укороченным, особенно на боках, панцирем и мощными режущими или перетирающими челюстями».

Пластинокожие, подобно древнейшим бесчелюстным, были обременены тяжелым наружным панцирем, во всяком случае, обусловливавшим ограничение подвижности по сравнению с более поздними и более подвижными рыбами. Отсутствие у них настоящих челюстных зубов тоже суживало возможности более эффективного использования этого аппарата: режущий край челюсти, свойственный многим артродирам, и две пары тонких пластинок, которыми представлены челюсти у антиархов, по своей эффективности далеко уступают челюстям с настоящими зубами, аппарату, характерному для всех более высоко организованных челюстноротых. Поэтому не удивительно, что появление более перспективных

групп и их экогенетическая экспансия ставили существенные препятствия к дальнейшему преуспеянию пластинокожих. Артродиры встречаются в верхнем силуре — девоне, а антиархи — в среднем и верхнем девоне. Эта обширная группа «панцирных» рыб после некоторого периода процветания пришла в упадок и вымерла. Едва ли можно думать, что происходившее в то время распространение более совершенных, более прогрессивных, а потому и более перспективных групп было случайным хронологическим совпадением.

С точки зрения проблемы вымирания органических форм заслуживает, нам кажется, особого внимания история семейств Pterichthyidae и Bothriolepididae. Это группы, довольно близкие одна к другой. Представляется возможной даже непосредственная филогенетическая связь между ними. Во всяком случае, это группы, представители которых жили в одинаковых или почти одинаковых гидрологических условиях. Первая из них характерна для среднего девона (рис. 13), а вторая — для позднего девона (рис. 14). Ботриолепидиды в сравнении с птерихтиидами обладали значительно облегченным панцирем: их чешуйный покров сильно редуцирован. Чем же можно объяснить такую смену типично придонных панцирных птерихтиид столь же типично придонными ботриолепидидами? По нашему мнению, скорее всего тем, что существенная редукция панциря у ботриолепидид была связана с некоторым повышением подвижности этих в общем малоподвижных форм. Потому, видимо, они и могли выжить до позднего девона, а более громоздкие птерихтииды вымерли уже в среднем девоне. Могут спросить, существовали ли среди современников этих средне- и позднедевонских рыб хищники, которые могли представлять для них значительную опасность? Такие современники, без сомнения, существовали. Это кистеперые рыбы семейства Holoptychiidae — род *Holoptychius* и другие представители того же семейства. Т. С. Уэстолл (1950) вполне правильно указывал, что из всех кистеперых рыб девонские голоптихииды имели самые длинные челюсти и наиболее импозантную зубную систему. Этот автор подметил, что, поскольку их локомоторная система была довольно слаба, их трудно представить себе успешно преследующими очень подвижную добычу. Они питались, по-видимому, такими тяжелопанцирными рыбами, как антиархи. Уэстолл предполагал, что они могли питаться именно антиархами, как малоподвижными придонными рыбами.

В. Н. Яковлев (1966, стр. 6) утверждает, что постепенная редукция чешуйного покрова у антиархов, состоящего из все более тонких циклоидных чешуй и, наконец, полностью исчезающего, характерна для «типичных придонных панцирных». Если мы примем, по Яковлеву, что эволюция от птерихтиид (средний девон) к ботриолепидидам (поздний девон) шла в процессе дальнейшего

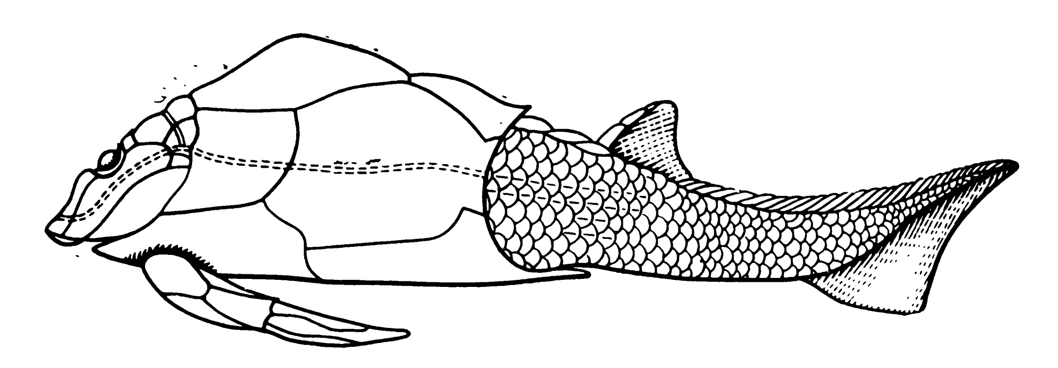


Рис. 13. *Pterichthyodes milleri* средний девон (по Стеньшо из Аранбура)

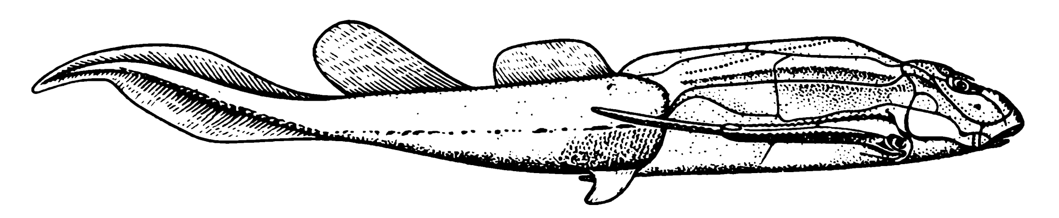


Рис. 14. *Bothriolepis canadensis*; верхний девон (по Стеньшо из Аранбура)

приспособления к малоподвижной придонной жизни, то нам придется допустить следующую последовательность событий: 1) приспособление предков антиархов к плаванию и в связи с этим развитие жесткого панциря, включающего прочный чешуйный покров задней части тела и сплошной голово-туловищный панцирь, состоящий из крупных костных пластин; 2) переход потомков этих древнейших анцестральных форм к придонному образу жизни, в связи с чем существенно изменяется форма панциря, особенно его нижней стороны, нормально прилегающей к субстрату, и, быть может, грудных плавников, которые имеют у птерихтиид характер веслообразных придатков, сплошь покрытых рядами костей; 3) дальнейшее приспособление этих антиархов к такой же малоподвижной придонной жизни, выразившееся в постепенной редукции чешуйного покрова задней части туловища и хвоста, в развитии второго спинного плавника и удлинении грудных плавников. Такое толкование хода развития этих антиархов от среднего девона к позднему представляется нам маловероятным. Громоздкий костяной панцирь птерихтиид едва ли был существенным приспособлением к активному плаванию, и трудно думать, что эти животные должны были на протяжении долгих миллионов лет только в силу косности нести этот панцирь, если он был излишен при жизни на дне. В то же время некоторое облегчение панциря и чешуйного покрова едва ли можно толковать как дальнейшее пониже-

ние локомоторных способностей, надобность в котором весьма сомнительна.

Таким образом, в истории первичноводных позвоночных до конца девона заметна смена менее совершенных таксонов более совершенными. Это было замечено уже давно некоторыми исследователями. Вот что писал о панцирных рыбах А. П. Павлов (1924, стр. 116), который объединял под этим названием, как тогда было принято, бесчелюстных и челюстноротых девонских рыб с сильно развитым наружным панцирем: «Панцирные рыбы представляют как бы полное отрицание идеи рыбы как хорошего плавуна и хозяина в водной среде. Пока они не имели лучше приспособленных соперников, они успешно развивались в избранном ими направлении и в девонский период достигли большого разнообразия, но уже в конце этого периода вымерли, не имея возможности ни конкурировать с лучше организованными соперниками, ни быстро перемещаться, избегая неблагоприятных местных условий существования». Тут же заметим, что в недавнее время выяснилась необходимость пересмотра господствующих представлений о функциональном значении наружного скелета у рыб и рыбообразных. Этот вопрос мы рассмотрим несколько далее, когда нам придется говорить о вымирании среди лучеперых.

В статье под заманчивым заглавием «Как рыбы научились плавать» А. Гейнц (1935) показывает, как в историческом развитии рыбообразных и рыб постепенно совершенствовалась способность плавания. У многих древнейших первичноводных эта способность стояла на очень низкой ступени развития. Вполне естественно, что более совершенные пловцы вытесняли менее совершенных. С активизацией движений и развитием челюстного аппарата, без сомнения, были сопряжены соответствующие изменения нервной системы, строение и функции которой последовательно усложнялись и совершенствовались. Геологическая летопись показывает, что в соответствующих экологических зонах более совершенные завладевали биотопами, которые ранее принадлежали относительно примитивным формам.

Хронологию рыбообразных и рыб ордовика, силура и девона никак нельзя объяснить какими бы то ни было катастрофическими событиями, теллурическими или экстрателлурическими, и в то же время она вполне согласуется с дарвиновским представлением о выживании и вымирании в процессе межвидовой борьбы за существование.

Все остальные рыбы, несомненно, представляют большой интерес с точки зрения проблемы вымирания. Мы, однако, остановимся относительно подробно лишь на одной группе — подклассе лучеперых (Actinopterygii) класса костных рыб (Osteichthyes). В истории таких подразделений этого крупного таксона, как надотряды хрящекостных (Chondrostei), цельнокостных (Holostei) и костистых

(Teleostei), можно заметить явления, изучение которых бросает свет на факторы и закономерности вымирания. Вокруг систематического расчленения лучеперых существуют большие разногласия. Еще недавно А. Ш. Ромер (1945) делил подкласс актиноптеригий на надотряды хрящекостных (Chondrostei), куда он включал в качестве отрядов такие группы, как палеониски (Palaeoniscoidea) и многоперы (Polypterini), «почтицельнокостных» (Subholostei), цельнокостных (Holostei) и костистых (Teleostei).

В последнем, третьем издании «Палеонтологии позвоночных» Ромера (1966) хрящекостные, цельнокостные и костистые рассматриваются как инфраклассы, субголостеи же лишаются значения таксона. Термином «субголостеи» Ромер (там же, стр. 56) теперь пользуется для обозначения группы семейств и родов триасовых лучеперых, обнаруживающих «прогрессивные морфологические тенденции, приближающие их к голостейной ступени». А. А. Казанцева (1964), следуя Г. В. Никольскому (1954), разбивает лучеперых на пять отрядов: Palaeonisci, Chondrostei, Polypteri, Holostei и Teleostei. Л. Бертен и К. Аранбур (1958) разделяют подкласс Actinopterygii на четыре надотряда: Chondrostei, Holostei, Halecostomi и Teleostei, хотя они и признают, что Subholostei были предшественниками Holostei (Леман, 1958). Если, однако, многие исследователи отрицают существование таких таксонов, как Chondrostei, Holostei и Teleostei, то очень часто эти термины, а также Subholostei и даже Halecostomi понимаются как последовательные ступени развития, как уровни организации, выражающие ту или иную ее высоту. Это и заслуживает нашего особого внимания, когда мы рассматриваем проблему вымирания.

Еще Павлов (1924, стр. 114) писал: «Господствующие в современной рыбьей фауне костистые рыбы являются превосходными плавунами, организация которых значительно приспособлена к тому, чтобы свободно держаться в воде и очень быстро плавать... Их легкие плавники построены из гибких и упругих роговых лучей, имеющих опору в костях, частью прочно внедренных в мускульные массы, частью тесно связанных с костями пояса конечностей... Могучий хвостовой плавник также построен из легких и упругих лучей, тесно связанных со специальными окостенениями осевого скелета, дающими опору сильным мускулам, управляющими движениями хвоста. Таким образом, и непарные плавники, обеспечивающие свободное балансирование в воде, и хвост — мощный орган поступательного движения, прочно связанный с внутренним скелетом, и парные плавники, позволяющие быстро изменять направление движения, и вся система внутренних поддержек этих органов движения вместе с сильной, имеющей в костном скелете прочную опору, мускулатурой, представляют стройное гармоническое целое, которым животное свободно владеет и легко управляет». Само собой разумеется, что в состав такого «гармонического

целого» входят и остальные системы органов костистых рыб. Их нервная система должна была усложниться и стать действенным аппаратом, управляющим движениями; должна была измениться и усовершенствоваться кровеносная система. Общее совершенствование заключалось, конечно, не только в развитии органов движения и непосредственно их обслуживающих других систем органов. Параллельно с этим прогрессировала деятельность органов захвата пищи; изменялась применительно к повышенной жизнедеятельности работа рецепторов. Рассматривая данную группу не как надотряд (подобно большинству ихтиологов нашего времени), а только как отряд, Павлов (там же, стр. 114) писал: «Этот отряд рыб, наилучше приспособленный к водному образу жизни, выработал этот тип организации лишь в последний период мезозойской эры и в третичный период достиг замечательного богатства и разнообразия форм, каким он характеризуется в настоящее время». Итак, по Павлову, костистые — высший этап эволюционного развития лучеперых рыб. То же положение было подчеркнуто в упомянутой нами работе Гейнца. Хрящекостные, как отмечает этот ученый (1935), достигли своего обилия в позднем палеозое; скелет у них был еще слабо окостеневшим, а тело покрыто толстыми, тяжелыми, ганоидными чешуями; хвост был гетероцеркальный, с длинной чешуйчатой осью, направляющейся в верхнюю лопасть. Следующей группой, по Гейнцу, были цельнокостные, богато представленные в мезозое; они в значительной мере сохраняли ганоидные чешуи, но внутренний скелет был гораздо более окостеневшим, а хвост сильно изменился в сторону гомоцеркии—покрытая чешуями ось тела в верхней лопасти хвоста сильно редуцировалась. «Наконец, у костистых,— продолжает Гейнц (там же, стр. 245),— был развит вполне окостеневший скелет, их чешуи очень тонки и легки, а иногда и совершенно отсутствуют, хвостовые же плавники стали вполне гомоцеркальными. Таким образом, эти формы представляют наиболее совершенный тип пловцов».

Позднейшие исследования подтверждают основные выводы Павлова и Гейнца о существовании таких уровней, как хондростейный, голостейный и телеостейный, внося, впрочем, некоторые уточнения и дополнения. В отношении хондростей эту мысль обосновали Г. Альдингер (1937) и некоторые другие авторы.

Дж. Броу выделил отряд Subholostei, формы которого составляют весьма значительную часть триасовой фауны актиноптеригий. Это рыбы, которые во многих отношениях похожи на палеонисков, но имеют различные признаки, приближающие их к голостейной стадии. Явно прогрессивной чертой субголостей Ромер считает тенденцию к редукции покрытой чешуями части хвоста, к отклонению от гетероцеркального состояния. Чешуи у них, правда, ганоидного типа, но часто лишены среднего косминового слоя. Субголостейные семейства испытывают в триасе определенную

адаптивную радиацию. Ромер (1945, стр. 94) подчеркивает, что субголостеи, по всей вероятности, представляют эволюционный уровень, достигнутый несколькими палеонискоидными линиями, которые развивались параллельно и независимо одна от другой. Эту же мысль по существу вполне поддерживает П. Сен-Сейн (1956), который утверждает, что в триасе хондростейная стадия замещается «субголостейной». Фауна актиноптеригий триаса по всему миру носит весьма определенную «печать» своего времени.

Мы не можем войти здесь в рассмотрение вопроса о возможных филогенетических связях между субголостейными и голостейными. Сен-Сейн (1956, стр. 29) говорит, что субголостеи «представляют собой огромный тупик, потому что они почти наверняка не дали начала какой-либо иной стадии» лучеперых. Едва ли это может считаться доказанным. Во всяком случае, по словам Лемана (1958), *Parasemionotus* из триаса обладал признаками, переходными между хондростейными и голостейными. Ромер включает этот род в отряд субголостей. Сен-Сейн (1956) утверждает, что относимые к Subholostei семейства Redfieldiidae, Perleididae и Parasemionotidae происходят совершенно независимо одно от другого от различных ветвей Hondrostei. Поскольку этот отряд представляется сборной единицей, отнесение к нему тех или иных родов является делом сугубо условным. Почти все исследователи смотрят на субголостей как на искусственное объединение. Б. Шэффер (1956, 1965) писал, что субголостеи — «искусственное сборище» продвинутых, т. е. более или менее значительно эволюировавших, хондростей, объединяемых на том основании, что они обладают различными комбинациями признаков своих палеонискоидных предков, с одной стороны, и дефинитивными или почти дефинитивными голостейными признаками — с другой. Так, резко выраженная гетероцеркия хвостового плавника, характерная для палеонисков, сохраняется у некоторых субголостей, но обычнее у них укорочение оси тела внутри хвоста, который иногда становится по наружному виду близким к гомоцеркальному. Эти и многие другие эволюционные изменения в процессе развития голостейного типа были, по словам Шэффера, прогрессивными, ибо они означали приближение к уровню голостейной эффективности механизмов собирания пищи и плавания.

Надотряд Holostei представляет собой следующий уровень, или этап, их организация показывает дальнейшее развитие прогрессивных черт, которые отмечаются у многих субголостей. В общем внутренний скелет окостеневает больше, чем у хондростей, этим и объясняется название данного надотряда. Хвост показывает дальнейшее отклонение от гетероцеркального состояния и у некоторых форм снаружи представляется симметричным, хотя по своему внутреннему строению еще не достигает настоящей гомоцеркии. Чешуи утратили средний косминовый слой. Наблюдается редукция костных плавниковых лучей в плавниках. Мы не коснем-

ся здесь существенных преобразований в черепе. Важно лишь подчеркнуть, что голостеи тоже представляют, по мнению многих ученых (Ромер, 1945, стр. 102), не таксон естественной филогенетической классификации, а «стадию строения». Имеются серьезные доводы в подтверждение того, что эта стадия эволюции была достигнута разными линиями предшественников независимо друг от друга. Эту же идею развивают Б. Гардинер (1960) и Ж.-П. Леман (Пивто, 1966, стр. 11—13, 109, 110, 117, 118—129).

О следующем этапе — стадии костистых рыб — Ромер (1945, стр. 102) выразился очень четко: «Костистые — преуспевающие рыбы современности, кульминация ряда филогенетических стадий, представленных типичными хондростеями и голостеями». Примитивные переходные формы появились в раннеюрских морях и были обильно представлены к концу этого периода. В меле костистые достигли большого разнообразия; в позднемеловую эпоху они значительно превосходили голостей по численности, и с того времени это — господствующая группа рыб и в морях, и в пресных водах.

Телеостеи, по словам Ромера (там же, стр. 102), представляют «лишь дальнейшее выражение» эволюционных тенденций, уже существовавших у низших лучеперых рыб. В частности, у них тело покрыто тонкими чешуями, перекрывающими одна другую, внутренний скелет построен целиком из кости, причем вполне окостеневают позвонки, в противоположность обычному состоянию у голостей. Существенные изменения произошли в челюстном аппарате и во всем черепе. Хвост стал вполне гомоцеркальным и совершенно симметричным, но внутри все еще остается приподнятый кончик аксиального скелета. Этот надотряд представляет колоссальное разнообразие адаптаций. Леман (Пивто, 1966, стр. 187, 195) прямо утверждает, что костистые «безусловно полифилетичны».

Итак, тип организации телеостей вырабатывался в недрах голостейной организации путем прогрессивной эволюции. В настоящее время среди специалистов определенно господствует взгляд, что и телеостеи представляют собой «сборище» гетерогенных таксонов, развивавшихся во многом параллельно друг другу. К такому пониманию склоняется П. Г. Данильченко (1964, стр. 396), который находит, что костистых рыб, так же как и голостей, следует рассматривать как «искусственную сборную группу». Сен-Сейн (1956) различает надотряд Halecostomi, который, по его мнению, представляет особую стадию эволюции лучеперых. Помимо важных краниологических признаков, галекостомы отличаются, по Сен-Сейну, от голостей окостенением тел позвонков, которые представляют собой уже не полые цилиндры, какие встречаются и у голостей, а сплошные диски, с очень сильно редуцированной гетероцеркией хвостового плавника. К галекостомам относят отряды Pholidophoriformes, Leptolepiformes и Aspidorhynchiformes (Бер-

тен, Аранбур, 1958). В «Основах палеонтологии» первые две группы включаются в надотряд голостей, а третья — в надотряд телеостей (Данильченко, 1964). В общем, несмотря на спорность решения некоторых вопросов систематики, нет сомнения в том, что некоторые ископаемые формы, причисляемые то к голостеям, то к телеостеям или выделяемые в особый надотряд, свидетельствуют о теснейших связях между цельнокостными и совершеннокостными (костистыми) рыбами. По Сен-Сейну, галекостомы служат посредствующим звеном между голостеями и настоящими телеостеями. Галекостомы, в понимании этого автора, отличаются от телеостей некоторыми чертами более примитивной организации, в частности тем, что гипуралии хвостового плавника у них никогда не срастаются, а чешуи все еще несут наружный слой ганоина. Эта группа, по Сен-Сейну, более прогрессивная, чем голостеи; вначале небольшая, она становится действительно многочисленной лишь с конца юры.

Костистым свойственны многие прогрессивные черты черепа, ротового механизма и аксиального скелета, позвонки которого вполне оссифицированы, а хвостовой плавник характеризуется слиянием гипуралий и их весьма существенными преобразованиями. На базе широкого общего прогресса у костистых достигается великое разнообразие адаптаций. Сен-Сейн выражает твердую уверенность в полифилетическом происхождении телеостей, в чем не сомневается и большинство ихтиологов. Это, по нашему убеждению, имеет важное значение для познания причин и условий вымирания в подклассе лучеперых.

Однако не все ихтиологи и палеоихтиологи принимают идею полифилетического происхождения телеостей в современном понимании объема этого таксона. У. А. Гослин (1965) защищает идею монофилетического происхождения костистых рыб. Он думает, что в пользу этой идеи говорят «три довольно сложные специализации, которые, насколько известно, встречаются лишь у телеостей и, вероятно, развились в этой группе» (там же, стр. 189). Первая из этих специализаций — своеобразная нагнетательная система, вызывающая вводной поток воды поверх носового эпителия, когда рот открыт. Вторая — наличие так называемого супрабранхиального органа, сложной структуры неизвестного функционального значения. Третья — хвостовой скелет. Эта структура хорошо поддается изучению на ископаемом материале, в то время как первые две черты практически не могут быть установлены на нем. Это, по Гослину, прекрасный индикатор, позволяющий отличать телеостей от других сходных форм.

Эти специализации, как и все другие характерные признаки костистых рыб, по нашему мнению, не исключают возможности их полифилетического происхождения. Нам думается, что признание такого таксона, как Teleostei, на основании лишь только что

приведенных данных равносильно недооценке явлений параллелизма в эволюции органического мира. За последние десятилетия такие явления установлены с достаточной достоверностью в разнообразных филумах и классах животных. Да и сам Гослин (там же, стр. 192), касаясь широко распространенных в настоящее время представлений о полифилетичности телеостей, говорит лишь, что эти представления «не кажутся имеющими очень широкий или твердый базис». «Это, конечно,— добавляет он (там же, стр. 193),— дело мнения».

К. Паттерсон (1967), который говорит уже о подклассе телеостей, думает, что степень полифилетичности этого таксона, так сказать, преувеличивается. Он, однако, признает, что костистые произошли не от одного представителя галекостом. По его словам, очень вероятно, что линия, разграничивающая галекостом и телеостей, «была пересечена более чем один раз», хотя это пересечение произошло «на узком фронте» (там же, стр. 107).

Таким образом, трудно сомневаться в том, что в эволюции лучеперых рыб от хондростейных до костистых были широко распространены явления параллельного развития.

Здесь необходимо отметить, что некоторые исследователи выдвигают серьезные, безусловно заслуживающие внимания, возражения против обычных толкований приспособительного значения наружного скелета рыб, особенно лучеперых, и их осевого скелета. В. Н. Яковлев (1966) развивает мысль, что механическая роль осевого скелета у этих первичноводных животных заключается не только в обеспечении прочной опоры для мышц, но и в создании упругих сил, определяющих длину локомоторной волны и частоту колебаний, т. е. ее скорость. Кожный скелет туловища, по Яковлеву, повышает жесткость тела и существенно ограничивает сгибаемость. Панцирь из ромбических чешуй очень широко распространен во всех группах рыб вплоть до мелового периода. По словам этого автора, наивно полагать, что все такие рыбы были малоподвижными придонными формами. Он думает, что «ганоиды» занимали все основные экологические ниши, доступные современным костистым. Наружный скелет туловища, как полагает Яковлев,— функциональный аналог позвоночного столба. Его основная функция двигательная, что, впрочем, не снимает функции чешуйного покрова как аппарата пассивной защиты. Отбор на развитие чешуйного покрова был отбором на скорость и совершенство движений.

Однако чешуйный покров у костистых рыб обнаруживает, как утверждает Яковлев, отрицательную корреляцию с развитием осевого скелета, заменяясь налегающей циклоидной чешуей у всех рыб с хорошо окостеневшим скелетом. Кольца наружного чешуйного панциря представляют собой значительно менее совершенный механизм, чем позвоночник: рыбы с развитым позвоночником обладают достаточной жесткостью в локомоции и достаточной гибкостью

при поворотах; ганоидные же чешуи как наружный ограничитель сгибаемости уменьшают поворотливость, при его наличии неизбежно сопротивление трения, а значительная масса и удельный вес громоздкого наружного скелета уменьшают плавучесть рыбы. Имеются и другие недостатки тяжелого наружного покрова. Автор думает, что наружный скелет у рыбообразных и рыб развивался как дополнительный к хорде механизм жесткости при переходе от червеобразного типа плавания к рыбообразному. По мере возрастания скорости движения туловищный панцирь все усиливается за счет увеличения размеров чешуй и укрепления их взаимосвязи и становится основным механизмом жесткости. Одновременно, однако, усугубляются недостатки, сопряженные с развитием наружного скелета. И вот эти недостатки снимаются параллельным развитием осевого скелета. Наружный скелет становится лишь дополнением к позвоночнику и редуцируется по мере укрепления этого последнего: чешуя становится тоньше и мельче, она редуцируется вплоть до полного исчезновения.

По нашему мнению, эти интересные соображения, заслуживающие тщательной проверки, нисколько не опорочивают то основное положение, что вымирание менее совершенных, «устаревших» типов рыбообразных и рыб зависело от появления и экспансии более совершенных первичноводных позвоночных. В частности, именно с этой точки зрения становится понятной последовательная смена таких «уровней», как субголостейный, голостейный, галекостомный и телеостейный. Гипотеза, которой придерживается Яковлев, нисколько не меняет сути дела. Затем надо иметь в виду, что эта гипотеза, как мы видели, не означает полного отрицания защитного значения наружного скелета первичноводных позвоночных. Кроме того, нетрудно видеть, что Яковлев явно недооценивает значения межвидовых отношений в вымирании различных групп этих животных. Так, он говорит, что скоростные преимущества палеозойских головоногих и их «почтение» к чешуйному покрову являются сомнительными, что хищников, способных регулировать эволюцию наружного скелета рыб, по-видимому, никогда не существовало, за исключением разве самих рыб. Не знаем, как насчет почтения головоногих к «ганоидам» и панцирным первичноводным позвоночным, но едва ли можно говорить с полной уверенностью, что в водоемах позднего палеозоя, триаса и юры не было головоногих, ракообразных и других животных, которые могли «регулировать» естественный отбор на развитие защитного покрова у рыбообразных и рыб. И наконец, на каком основании мы должны игнорировать присутствие уже в девонских, например, водоемах грозных хищников, как, например, Hadrosteidae из позднего девона и Dinichtyidae из среднего и позднего девона? Нет, конечно, никаких оснований думать, что экстерминация одних групп рыб не могла быть вызвана распространением других рыб.

Мы рассмотрели некоторые вопросы эволюции первичноводных позвоночных, имеющие прямое отношение к проблеме вымирания органических форм. Попытка проанализировать такие явления, сделанная в предыдущей части этого раздела, поможет нам подойти к освещению этой проблемы.

Из сказанного можно сделать существенные выводы. Однако отметим сначала некоторые преимущества палеонтологической летописи этих животных. История первичноводных позвоночных — благоприятный объект для изучения причин и условий вымирания видов и более крупных таксонов животных прежде всего потому, что в отличие от большинства водных беспозвоночных ископаемые остатки рыб сравнительно легко поддаются биологическому и, в частности, экологическому толкованию: по этим остаткам в большей мере и легче можно познавать приспособительное значение структур и формы тела, чем по раковинам, например головоногих, в частности даже аммонитов, а тем более двустворок и брюхоногих. Остатки обладающих скелетом — наружным и внутренним — рыбообразных и рыб могут сохраняться в осадочных породах, и по таким ископаемым материалам можно восстанавливать ход исторического развития этих форм. Их сохранение в ископаемом состоянии в меньшей степени зависит от отрицательных тафономических факторов, чем сохранение наземных позвоночных. Их палеонтологическая летопись может быть поэтому более полной и менее прерывистой, чем летопись тетрапод, т. е. относительно равномерной.

История древнейших первичноводных позвоночных — бесчелюстных и челюстноротых — показывает последовательное замещение менее совершенных типов строения более совершенными. Поскольку эти типы жили в приблизительно одних и тех же зонах водоемов и у нас нет оснований предполагать, что вымирание древних групп происходило вследствие внезапных значительных изменений физических и химических условий в этих водоемах, остается допустить вытеснение одних форм другими. Это подтверждается геологической хронологией появления и исчезновения соответствующих групп. Значит, в развитии первичноводных позвоночных раннего и среднего палеозоя важным, ведущим фактором смены таксонов были межвидовые отношения: вытеснение менее совершенных более совершенными, захватывавшими экологические зоны, и истребление популяций низкоорганизованных форм вновь появившимися хищными челюстноротыми рыбами и некоторыми беспозвоночными хищниками. В рассматриваемом случае конкуренты и враги оказывались принадлежащими к тому же стволу позвоночных, отличавшихся от более древних относительным совершенством организации. Конкуренты и враги из других классов животных играли при этом, вероятно, менее важную роль.

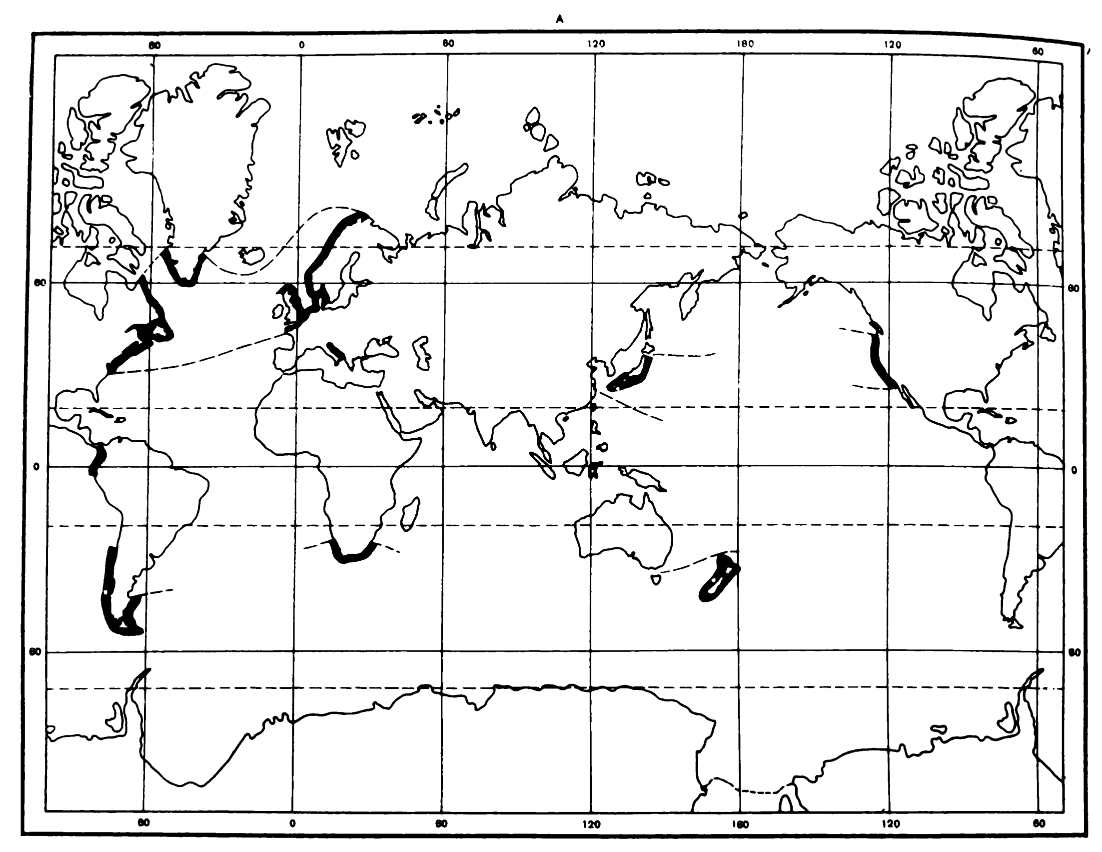
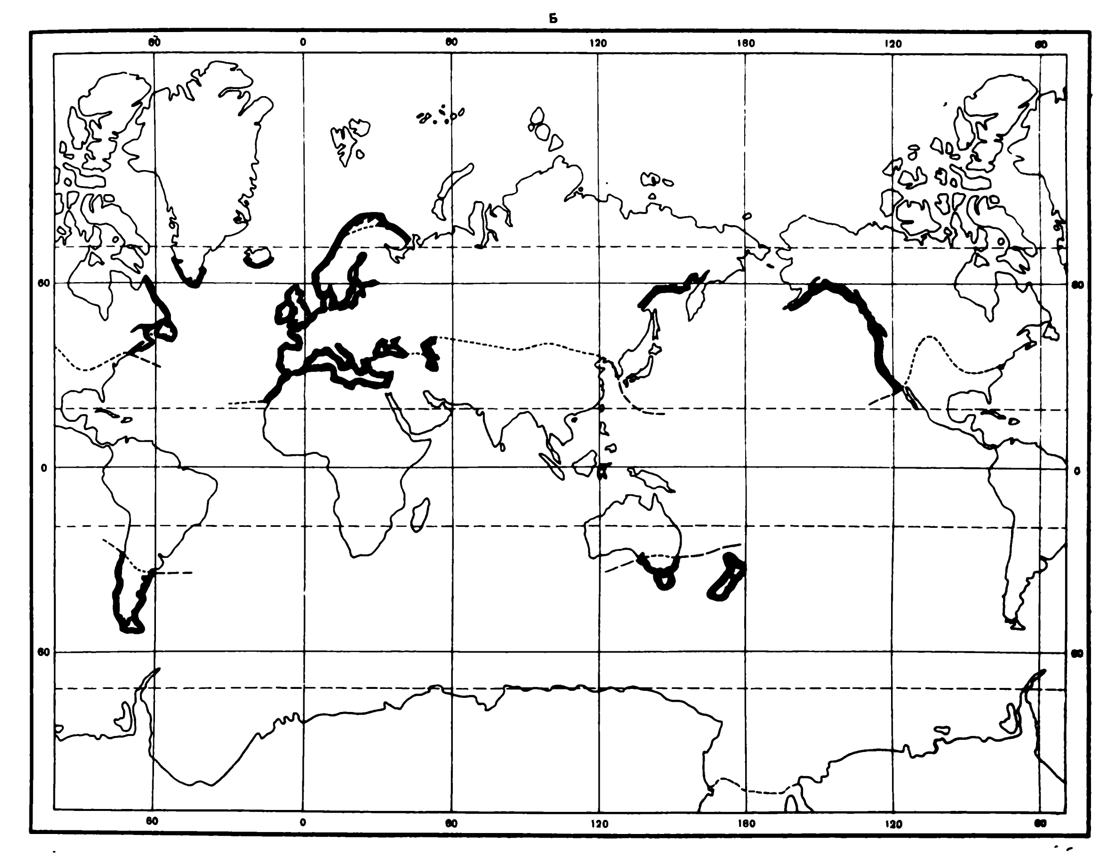


Рис. 15. Географическое распределение нынеживущих круглоротых
А — миксины;

Еще более поучительна история лучеперых рыб. Тут наблюдается постепенное совершенствование форм, причем с течением геологического времени происходило замещение менее совершенных более совершенными. Судьбы относительно низко организованных групп, конечно, зависели не только от развития более совершенных их родичей. По всей вероятности, восходящая эволюция животных, которые могли идти в пищу лучеперым рыбам, способствовала вымиранию относительно низко организованных хищников. Возникновение новых типов хищников из других таксонов животных, хищников, способных более эффективно преследовать добычу, ухудшало условия существования старых, относительно низко организованных форм рыб.

Высокая степень параллелизма в историческом развитии разных таксонов лучеперых рыб, одновременно или почти одновременно приобретавших определенные адаптивные черты, создавая картину изохронной гомеоморфии, служит прямым указанием на



Б— миноги (по Грассэ)

большую селективную ценность этих адаптаций и на вымирание форм, не успевавших приобрести соответственные изменения строения и функций органов.

Таким образом, параллельная эволюция свидетельствует о значении прогрессивного развития одних таксонов в вымирании других, менее совершенных. «Полифилия» голостей и телеостей, следовательно, есть показатель жестокой борьбы за существование между экологически близкими формами.

Относительно непрерывный, плавный процесс формирования новых таксонов и вытеснение ими менее совершенных старых является доказательством того, что вымирание в данном случае не было мгновенной, внезапной элиминацией вследствие резкого изменения климата и других физических или химических условий среды. Здесь есть о чем подумать ученым, склонным привлекать такие мгновенные абиотические события для объяснения гибели крупных таксонов и смены одних групп другими.

Вымирание систематических групп первичноводных организмов и в данном случае не было всегда абсолютным. После исчезновения основной массы данного таксона могли выживать отдельные подчиненные таксоны.

Наиболее интересными реликтами здесь являются круглоротые—сильно специализированные формы, которые, однако, должны быть признаны родичами некоторых давным-давно исчезнувших из геологической летописи бесчелюстных. Это филогенетические реликты, которые прочно занимают место в современной ихтиофауне и представители которых имеют довольно широкое распространение по всему земному шару (рис. 15). Выживание миног и миксин находится в связи с их своеобразными адаптациями, не встречающимися в других таксонах первичноводных позвоночных, которые именно поэтому не могли быть опасными врагами или конкурентами нынеживущих круглоротых.

Из хондростей выжили до наших дней осетровые (Acipenseridae), имеющие довольно ограниченное распространение.

Особенный интерес представляют современные реликтовые кистеперые рода *Latimeria*. *Latimeria* была обнаружена менее трех десятков лет назад в Индийском океане, где эти рыбы встречаются изредка на довольно ограниченном участке у Коморских островов. Эта типично сумеречная рыба имеет сильно редуцированный воздушный пузырь. Являясь единственным в современной фауне представителем отряда целакантов и всего надотряда кистеперых, *Latimeria* дает один из самых ярких примеров реликтовых форм. Процесс вымирания широко распространенных организмов обычно не охватывает сразу весь таксон на всем пространстве его ареалов. Полное отсутствие остатков целакантов в отложениях кайнозоя — разительный факт, показывающий огромное значение неполноты геологической летописи, которую всегда надо иметь в виду при изучении факторов и условий вымирания органических форм.

О ВАЖНЕЙШИХ СОБЫТИЯХ ВЫМИРАНИЯ В ИСТОРИИ АМФИБИЙ

Мы не ставим себе задачей сколько-нибудь детальное освещение истории амфибий — это потребовало бы очень много времени, поскольку палеонтологами описано много форм этой обширной группы из верхнепалеозойских и триасовых отложений. Такое относительно обильное количество сведений о доюрских амфибиях зависит, конечно, от наличия у изученных форм хорошо сохраняющихся частей внешнего скелета, почему они и называются до сих пор собирательно покрытоголовыми, или стегоцефалами. Более позд-

ние амфибии такого скелета не имеют, и потому они известны гораздо менее полно.

Изучение вопросов исторического развития и вымирания амфибий усложняется вследствие того, что ныне возникают вполне серьезные сомнения относительно существования класса Amphibia как естественного таксона филогенетической систематики позвоночных. Некоторые исследователи решительно утверждают, что эта группа имеет дифилетическое, если не полифилетическое, происхождение, а следовательно, должна рассматриваться как искусственное соединение двух или нескольких классов. Однако этот вопрос еще не решен специалистами, и мы можем исходить из той классификации, которая предлагается советскими исследователями в «Основах палеонтологии» (1964). В этом труде дается следующее подразделение класса:

Подкласс Apsidospondyli. Апсидоспондильные
Надотряд Labyrinthodontia. Лабиринтодонты
- Отряд Temnospondyli. Темноспондильные
  - Подотряд Ichthyostegalia. Ихтиостеги (верхний девон)
  - Подотряд Rhachitomi. Рахитомные (нижний карбон — нижний триас)
  - Подотряд Phyllospondyli. Филлоспондильные (средний карбон — нижняя пермь)
  - Подотряд Stereospondyli. Стереоспондильные (нижняя пермь — верхний триас)
- Отряд Plesiopoda. Плезиоподы (верхний карбон)

Надотряд Salientia. Прыгающие, или бесхвостые
- Отряд Proanura. Первичнобесхвостые (нижний триас)
- Отряд Anura. Бесхвостые
  - Подотряд Amphicoela. Амфицельные (средняя юра — ныне)
  - Подотряд Opisthocoela. Опистоцельные (верхний мел? Палеоцен? — ныне)
  - Подотряд Anomocoela. Аномоцельные (эоцен — ныне)
  - Подотряд Procoela. Процельные (эоцен — ныне)
  - Подотряд Diplasiocoela. Диплазиоцельные (эоцен — ныне)

Подкласс Batrachosauria. Батрахозавры
- Отряд Antracosauria. Антракозавры
  - Подотряд Embolomeri. Эмболомеры (средний карбон)
  - Подотряд Seymouriamorpha. Сеймуриаморфы (верхний карбон — пермь)

Подкласс Lepospondyli. Лепоспондильные
- Отряд Nectridia. Нектридии (средний карбон — нижняя пермь)

Отряд Aistopoda. Аистоподы (средний карбон — нижняя пермь)
Отряд Lysorophia. Лисорофы (средний карбон — верхний триас)
Отряд Urodela. Хвостатые
Подотряд Cryptobranchoidei. Криптобранхоидеи (олигоцен— ныне)
Подотряд Meantes. Сирены (мел — ныне)
Подотряд Ambystomatoidei. Амбистомы (верхний мел — ныне)
Подотряд Salamandroidei Саламандры (верхний мел — ныне)
Подотряд Proteida. Протеи (мел — ныне)
Отряд Apoda. Безногие, или червяги (ныне)

Амфибии неустановленного таксономического положения:
Отряд Microsauria. Микрозавры (нижний карбон — нижняя пермь)

В этой классификации имеются, по нашему мнению, недостаточно убедительно обоснованные моменты. Прежде всего, подклассы апсидоспондильных и лепоспондильных могут оказаться совершенно искусственными таксонами. Дело в том, что те очень немногие признаки, на присутствии которых основан каждый из этих таксонов, могли возникнуть в различных филогенетических ветвях амфибий в порядке параллельной эволюции. Действительно, подкласс апсидоспондильных объединяет все формы, у которых табличатые кости черепа не соприкасаются с теменными, а тела позвонков образованы разрастанием эмбриональных хрящевых дуг, замещенных костью. Под такую характеристику подходят столь далекие одна от другой группы, как ихтиостеги, лабиринтодонты и Anura. Подкласс лепоспондильных объединяет всех амфибий с лепоспондильными позвонками и сюда относятся наряду с такими стегоцефалами, как нектридии, аистоподы и лисорофы, также и все Urodela. Однако более дробные таксоны, отряды и особенно подотряды, представляются естественными единицами, а с ними-то нам придется иметь дело при рассмотрении явлений вымирания среди амфибий. При этом мы должны будем в некоторой мере затрагивать вопросы экогенеза этих животных, которые претерпевали существенные изменения своих экологических особенностей на протяжении всей истории этой группы позвоночных.

Древнейшие амфибии — ихтиостеги известны только из верхнего девона Гренландии. Достоверных находок девонских амфибий в других местах пока нет. Это, конечно, отнюдь не значит, что древнейшие, позднедевонские земноводные обитали только на территории Гренландии. Имеются указания, правда, сомнительные, на ископаемых амфибий из других областей. Однако и без этих пока не подтверждающихся данных совершенно ясно, что находки древнейших представителей наземных позвоночных должны представлять собой исключительно редкое явление. Ихтиостеги характе-

ризуются некоторыми чертами, указывающими на их происхождение от рыб: настоящий рыбий хвост, скелет которого в своих дистальных частях был покрыт многочисленными лучами — лепидотрихиями, как у остеолепид и двоякодышащих; кожа была защищена мелкой рыбьей чешуей; тело несколько сжато с боков, что также характерно для рыб; позвонки лишь немного отклонились от того состояния, которое свойственно кистеперым рыбам, а следовательно, позвоночный столб был построен еще недостаточно удовлетворительно для поддержания тела животного вне воды; каналы сейсмосенсорной системы проходили внутри покровных костей черепа и открывались на поверхности наружными порами, как у кистеперых рыб, в то время как у всех остальных стегоцефалов сейсмосенсорные органы находились в открытых желобах на поверхности костей (Шмальгаузен, 1964). Тем не менее описанные представители ихтиостег «пошли уже дальше в своей эволюции, чем некоторые стегоцефалы раннего карбона» (там же, стр. 61), а потому не могли быть прямыми предками более поздних амфибий. Некоторые каменноугольные формы сохранили черты, по которым они еще очень близки к кистеперым рыбам. Так, полагают, что у примитивных эмболомеров сохранялась еще типичная связь плечевого пояса через посредство полного ряда покровных костей с крышей черепа. Некоторые эмболомеры обнаруживают сходство с кистеперыми в области ноздри, в строении теменной части крыши черепа и щечной области. Примитивные рыбьи черты отмечаются также в строении черепа раннекаменноугольного *Hesperoherpeton*, и то же можно сказать о посткраниальном скелете этой формы. Это указывает на то, что гесперогерпетон «был еще первичноводным животным», т. е., как выражается И. И. Шмальгаузен (там же, стр. 63), «четвероногой рыбой».

Приводим все эти данные с целью показать, что приспособление некоторых кистеперых рыб к наземной жизни совершалось довольно постепенно и что даже у тех древнейших четвероногих, которых можно рассматривать как животных, в основном перешедших к наземной жизни, сохранялись в течение долгих веков, не только в позднем девоне, но и позже, многие черты, указывающие, что они еще не окончательно порвали с водоемами как со средой обитания не только в личиночном возрасте, но и во взрослом состоянии. Как первые поселенцы на суше, древнейшие амфибии не могли испытывать конкуренции со стороны других наземных позвоночных, лучше приспособленных к условиям жизни вне воды, потому что таких форм тогда еще не было. Даже тогда, когда появились первые рептилии, они могли быть грозными конкурентами и врагами амфибий не во всей жизненной зоне этих последних, ибо она включала и воду, где древнейшие рептилии еще не могли чувствовать себя лучше, чем амфибии, сохранявшие многое из своих водных повадок,— черт первичноводных позвоночных.

Отсюда ясно, что развитие амфибий, и в частности вымирание некоторых из них, тогда не могло зависеть от конкуренции со стороны рептилий, которых еще не было.

«С появлением рептилий, т. е. более активных животных, питавшихся той же пищей и населявших в то же время те же биотопы,— говорит Шмальгаузен (1964, стр. 234),— амфибии попали в тяжелое положение». Это общее положение, по нашему мнению, вполне правильно: возникновение рептилий означает несомненный эволюционный прогресс — ароморфоз, открывший перед этой группой возможности широкого расселения на суше, каких не имели амфибии. И в то же время этот же пример показывает, что эволюционный прогресс вовсе не означает осуществления превосходства во всех отношениях. Нельзя сказать, что рептилии обладали, так сказать, универсальными преимуществами перед амфибиями, — преимуществами, которые имели силу в любых условиях существования рептилий и амфибий. Так, амфибии могли без особенно глубокой перестройки структуры и физиологических свойств возвращаться к водной жизни. Даже способ размножения рептилий, в общем представляющий значительное усовершенствование по сравнению с амфибиями, в некоторых условиях среды сопряжен с затруднениями, каких не испытывают амфибии. Шмальгаузен (там же, стр. 235) даже утверждает, что «в холодном климате рептилии не только теряют свои преимущества, но даже, наоборот, они начинают уступать амфибиям как в приспособленности взрослых особей, так и в обеспеченности развития молоди. Поэтому в современную эпоху амфибии, как правило, проникают дальше на север, чем рептилии». В наше время биолог-эволюционист не может представлять себе эволюционный прогресс как восхождение по вертикальной линии: такой образ искажал бы суть процесса.

С прогрессивным развитием амниот возможности нелегочного дыхания все более и более суживаются; а ведь для амфибий оставались осуществимыми приспособления не только к рото-глоточному, но и к кожному дыханию, которое, можно сказать, совершалось без всякой затраты мускульной энергии. У многих горных амфибий легкие редуцированы (Шмальгаузен, 1964).

Тем не менее нельзя не согласиться с Шмальгаузеном (там же, стр. 235) в том, что, по всей вероятности, «почти все амфибии были вытеснены, а частью истреблены рептилиями во всех биотопах умеренных и теплых климатических зон». Далее этот исследователь утверждает, что «только в условиях более холодного климата, на севере или в горных местностях, амфибии нашли для себя область распространения, свободную тогда еще от проникновения рептилий». В умеренных же и теплых климатических зонах могли сохраниться, по Шмальгаузену, лишь некоторые более специализированные формы амфибий, например небольшие лабиринтодонты, давшие начало бесхвостым амфибиям. Не вдаваясь в рассмотрение

деталей экогенеза амфибий (этот вопрос заслуживает специального изучения), мы должны согласиться с Шмальгаузеном в том, что различные рептилии эффективно вытесняли лабиринтодонтов из большинства наземных биотопов.

По мнению многих знатоков стегоцефалов, эти амфибии были оттеснены с суши обратно в водную среду рептилиями, постепенно распространявшимися во всевозможных наземных биотопах, начиная от позднего карбона. Это вытеснение завершилось окончательным вымиранием всех «покрытоголовых», или «панцирноголовых» амфибий к концу триаса. Считаем нужным остановиться на этом вопросе, имеющем большое значение с точки зрения проблемы вымирания органических форм. Поскольку исчезновение либиринтодонтов и всех прочих стегоцефалов связано с триасовым периодом, перечислим группы амфибий, остатки которых обнаружены в триасовых отложениях. Из рахитомных лабиринтодонтов известен *Micropholis* из нижнего триаса Южной Африки. Все остальные триасовыестегоцефалы принадлежат к стереоспондильным лабиринтодонтам; эта группа представлена во всех отделах триасовой системы, а древнейшие ее формы найдены в нижней перми. Далее, в верхнем триасе США известен род *Lisorophocephalus*, относимый к отряду Lysorophia (хотя вполне возможно, что это — кистеперая рыба); а из нижнего триаса указывается весьма своеобразная форма *Protobatrachus massinoti* Piveteau, относимая к особому отряду Proanura надотряда Salientia. Этот вид известен лишь по единственному экземпляру из северной части Мадагаскара. Тем не менее нам представляется вероятным, что Ж. Пивто (1955, стр. 262) не без основания считает его предком современных анур. П. П. Вогн (1963) описал из нижней перми штата Юта позвонок лягушиного типа. Л. П. Татаринов (устное сообщение) описал представителя особого архаического семейства Permotrituridae из верхней перми Поволжья. Эта форма довольно близка к современным хвостатым амфибиям.

Однако наиболее обильно представлены в триасе стереоспондильные лабиринтодонты, хорошо известные по находкам в Европе, Азии, Южной Африке, Северной Америке, Австралии, на о-ве Шпицбергене, в Гренландии. Знаменательно, что стереоспондильные были специализированными водными животными, которые, как полагают специалисты, редко выходили на сушу. Таким образом, подавляющее большинство триасовых амфибий являет картину как бы возвращения в водную среду, из которой некогда вышли их предки. Стереоспондильные лабиринтодонты обладали сильно уплощенной головой, что, очевидно, связано с их придонным образом жизни (Шмальгаузен, 1964, стр. 88). В триасе они достигли расцвета и продолжали существовать до конца этого периода. Некоторые ученые говорят, что эволюция стереоспондильных была «заключительным мощным расцветом лабиринтодонтов перед их

вымиранием» (Колбет, р1955, стр. 98). Отдельные представители этой группы по величине тела превосходили своих пермских предков. Позднетриасовые формы этого подотряда имели довольно гротескный облик из-за громадной плоской головы; можно думать, что столь же плоским было и остальное тело. Иногда высказывалась мысль, что стереоспондильные и некоторые их предшественники «ушли в воду» из-за преследования и конкуренции со стороны рептилий. С этим мнением мы, однако, не можем согласиться. Нельзя думать, что столь низко организованные существа, как амфибии, могут сознательно переселяться из одного биотопа в другой с целью избегнуть опасной конкуренции со стороны более совершенных обитателей суши. Такое представление антропоморфично. Гораздо естественнее думать, что древние стегоцефалы испытывали адаптивную радиацию, которая вела к освоению всех доступных им биотопов. Поскольку ранние амфибии, как, впрочем, и большинство позднейших, сохраняли тесные экологические связи с водной средой, нетрудно представить себе, что некоторые линии экогенеза должны были вести их в воду. Почему же на суше в триасе было так мало амфибий? Это, мы полагаем, было связано с вымиранием наземных стегоцефалов вследствие натиска со стороны рептилий. По поводу вымирания стереоспондильных в триасе Ромер (1945, стр. 155) писал: «Их вымирание было, быть может, связано с тем фактом, что в то время развились многочисленные рептилийные типы со сходными водными адаптациями, и более низко организованные амфибии не могли успешно конкурировать с этими формами».

Итак, перед нами знаменательный факт: к триасу наземные лабиринтодонты исчезают из летописи биоса суши. Вымирание этих форм, очевидно, зависело от развития и экспансии наземных рептилий, преимущественно архозавров, которые появились еще в перми, что отмечает Л. П. Татаринов (1960). В. Г. Очев (1966, стр. 167) писал: «К началу триаса рептилии быстро вытесняют лабиринтодонтов из наземных экологических ниш, а затем все более ограничивают их в водной среде, оставляя им преимущественно возможности для пассивного хищничества».

Мы вполне согласны с таким объяснением исчезновения лабиринтодонтов суши к началу триаса. Нам кажется, однако, неосторожным употребляемое Очевым выражение «уход лабиринтодонтов в воду», что может внушить читателю мысль, будто эти амфибии были загнаны в воду архозаврами и другими рептилиями. В действительности, освоение некоторыми лабиринтодонтами чисто водных биотопов было лишь выражением экогенетической экспансии этих древнейших тетрапод.

Очев вполне справедливо выступает против попыток некоторых исследователей связывать «процесс ухода лабиринтодонтов в воду» с аридизацией климата в триасе (Ефремов, 1952; Конжукова,

1955). Он утверждает (1966, стр. 167), что «существенных изменений климата в триасе по сравнению с пермским временем на значительной территории Земли, очевидно, не наблюдалось и, в частности, не имело места на востоке Европейской части СССР». Обоснованию этого положения Очев (1960) посвятил особую статью.

Древние амфибии — стегоцефалы и другие формы — исчезают к началу юры. Мы думаем, что их вымирание связано с распространением и диверсификацией других животных, прежде всего, рептилий. Низкий уровень организации и громоздкий тяжелый панцирь, исключавший развитие способности к более или менее быстрым движениям, лишали этих животных возможности успешной конкуренции с рептилиями, обитавшими приблизительно в тех же экологических условиях.

К числу наиболее опасных врагов лабиринтодонтов триаса, ведших придонный образ жизни, следует отнести крокодилов и фитозавров, которые, может быть, даже питались этими амфибиями (Очев, 1966). Таким образом, в экстерминации последних стегоцефалов решающее значение имела экспансия пресмыкающихся в сторону водной жизни и, вероятно, рыб, которые к тому времени испытали значительное восходящее развитие.

К началу юры выжили только относительно подвижные формы без наружного скелета и с не вполне окостеневшим внутренним скелетом. Большинство этих форм принадлежит к отрядам Anura, Urodela и Apoda, представители которых по тафономическим причинам редко сохраняются в ископаемом состоянии: скелет их хрупок, да и местообитания неблагоприятны для захоронения; часто это небольшие пресноводные водоемы в лесистых местностях. Если остатки этих животных попадали в реку, то они обычно нацело разрушались, не достигнув места, где могло бы произойти захоронение. Может быть, многие амфибии обитали, как думает Шмальгаузен (1964), в относительно возвышенных биотопах, и это тоже затрудняло погребение их остатков, образование тафоценоза, способного сохраняться в слоях осадочных пород. Этим легко объясняется редкость анур и уродель в мезозойских отложениях и полное отсутствие находок ископаемых апод.

Древнейшие из найденных в ископаемом состоянии Anura указываются в средней юре Аргентины — род *Notobatrachus*. Другая форма — род *Montsechobatrachus* — была обнаружена в кимеридже Испании, третья — *Eobatrachus* — в верхней юре США. Находки бесхвостых амфибий в меловой системе тоже единичны. Хвостатые до сих пор нигде не указывались из отложений древнее мела. Да и в палеогене находки бесхвостых и хвостатых довольно редки. Чаще они приводились исследователями из неогеновых и четвертичных пластов.

Поскольку находки ископаемых анур и уродель редки вообще, но особенно редки в мезозое, Шмальгаузен высказал предположе-

ние, что мезозойская эра была трудной для амфибий, особенно же для хвостатых. «С наступлением конца царства рептилий,— говорит этот ученый (1964, стр. 237),— хвостатые амфибии вновь вышли на более широкую жизненную арену, но уже в качестве специализированных форм мелких водоемов», где эти животные «занимали свою определенную экологическую зону амфибиотической жизни, в которой они не конкурировали с рыбами и не вступали в борьбу с млекопитающими». Шмальгаузен думал, что хвостатые амфибии «продержались в течение всего мезозоя в горных местностях в качестве малозаметных и не слишком многочисленных форм» (там же, стр. 236). Мы не можем согласиться с тем, что мезозой был для этих амфибий, так же как и для анур, «трудной эрой». Скудость ископаемых остатков и бедность наших коллекций в отношении этих форм объясняется просто — неполнотой летописи. Подобных случаев в палеобиологической истории органического мира очень и очень много. Хотя рассмотрение неполноты палеонтологической летописи не входит в задачу этой книги, мы здесь уделяем этой проблеме немало внимания, чтобы показать ошибочность обобщений, делаемых без достаточного внимания к этому мощному фактору, от которого зависят наши познания организмов прошлых геологических эпох.

Таким образом, у нас нет оснований утверждать, что в истории послетриасовых амфибий были крупные события внезапного вымирания. Господство рептилий в мезозое едва ли мешало амфибиям жить и размножаться.

Сделаем общие выводы.

Первые вышедшие на сушу позвоночные — древнейшие из амфибий — не могли встретить в новой среде особенно мощных конкурентов и врагов среди других позвоночных или других наземных животных; рептилии появились значительно позднее земноводных. Самые древние известные по ископаемым остаткам амфибии жили в позднем девоне. Очевидно, первые амфибии появились раньше — в среднем девоне.

Мы не располагаем достоверными сведениями о ранних амфибиях, у которых не было сильно развитого костного скелета; остатки таких форм не могли сохраняться в ископаемом состоянии. Впрочем, весьма вероятно, что наружным панцирем обладали уже первые амфибии. Можно думать, что костный скелет и особенно мощная крыша черепа развивались и на протяжении многих миллионов лет сохранялись до появления рептилий в связи с наличием в биотопах, где жили ранние стегоцефалы, опасных врагов —рыб и некоторых беспозвоночных. Имеются основания думать, что личиночный период онтогенеза был у стегоцефалов, особенно у древнейших, более длительным, чем у нынешних амфибий, и что у этих личинок, как у взрослых, была крыша черепа, защищавшая их от врагов, живших в воде.

После известной диверсификации древнейших рептилий некоторые прибрежные их формы оказались грозными конкурентами живших в той же экологической зоне амфибий. Вполне естественно, что борьба древних амниот против амфибий, бывших некоторое время безраздельно господствовавшими там животными, «властелинами» доступной им полосы суши, должна была протекать с перевесом на стороне более совершенных, т. е. рептилий, и закончиться вытеснением амфибий, их вымиранием на всем этом пространстве, за исключением биотопов, которыми амниоты тогда еще не могли овладеть. Только на таких биотопах амфибии могли выживать, не испытывая серьезной конкуренции со стороны рептилий; на всем же остальном пространстве уже освоенной позвоночными суши амфибии в основном вымерли к началу триаса.

В пору своего расцвета древние амфибии испытывали значительную радиацию и экогенетическую экспансию. Вполне понятно, что некоторые их ветви вернулись к пожизненно водному существованию, и уже в перми они стали обитателями пресноводных бассейнов, ведшими придонную жизнь.

Однако вслед за амфибиями достигли поры первого своего расцвета рептилии. Это было связано тоже с экогенетической экспансией, и уже в перми существовали рептилийные формы, обитавшие, подобно стереоспондильным амфибиям, в пресноводных водоемах. Появление таких рептилий было началом вытеснения амфибий и из этой области, которое завершилось к концу триаса. По всей вероятности, одним из важнейших факторов вымирания стереоспондильных лабиринтодонтов и других вторичноводных амфибий было распространение в пресных водоемах вторичноводных рептилий.

Более или менее мелкие формы амфибий, обладавшие значительной подвижностью и в связи с этим лишенные обременительного панциря, существовали уже в мезозое. Необычная счастливая находка остатков одного экземпляра предшественника прыгающих амфибий в нижнем триасе Мадагаскара дает нам некоторое представление о возможных путях эволюции этой группы ныне широко распространенных земноводных. Однако находка древнейшего представителя анур сделана в среднеюрских отложениях, а достоверные Urodela еще нигде не были встречены в отложениях древнее мела. В более молодых толщах представители обеих этих групп встречаются редко, а формы третьей большой группы нынешних амфибий, отряда Apoda, совершенно не известны в ископаемом состоянии. Это объясняется не тем, что мезозой был эрой, неблагоприятной для амфибий, лишенных панциря, а тафономическими причинами: эти амфибии — преимущественно небольшие животные с довольно хрупким скелетом, легко подвергающимся разрушению до захоронения в осадках, и притом формы, жившие в биотопах, где не могли накопляться свиты сколько-нибудь значительного распространения и откуда перенос остатков в места осадконакопления мог происходить лишь в исключительно редких случаях.

ОБ УЧАСТИИ ПТИЦ В ЭКСТЕРМИНАЦИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП МЕЗОЗОЙСКИХ РЕПТИЛИЙ

Геологическая летопись птиц, как известно, весьма фрагментарна; это зависит, прежде всего, от их образа жизни и связанного с ним строения летающих, т. е. наиболее распространенных, форм класса.

С несовершенством летописи связаны трудности изучения происхождения птиц, их ранней эволюции, соотношений между их основными таксонами. О юрских птицах мы знаем лишь по счастливым находкам трех скелетов в одном и том же горизонте литографского известняка в Золенгофене да по немногим более или менее сомнительным находкам отпечатков перьев в верхнеюрских отложениях. В кимериджских отложениях Лериды (провинция Барселоны, в Испании) указывается находка отпечатка одного пера, которая, по словам Пивто (1955, стр. 1010), с несомненностью устанавливает существование птиц в кимериджском веке.

Все три золенгофенских экземпляра, по всей вероятности, принадлежат к одному роду и даже к одному и тому же виду *Archaeopteryx lithographica*.

Едва ли можно допустить, что это тот самый вид, который дал начало всему громадному разнообразию пернатого царства последующих времен. Нелегко установить степень близости археоптериксов к родоначальникам новых птиц. Впрочем нет никакого сомнения в том, что морфология этих древнейших птиц проливает обильный свет на происхождение птиц от пресмыкающихся. Однако при попытке выяснения филогенетических отношений основных групп всех птиц и, соответственно, построения их филогенетической систематики мы сразу вступаем в область таксономических построений, нуждающихся в фундаментальной ревизии.

В настоящее время существуют сомнения даже в классовом единстве птиц: некоторые исследователи допускают, что тут мы имеем искусственное объединение таксонов гетерогенного происхождения. Высказывается даже мысль, что Ratitae, или плоскогрудые птицы, не связаны филогенетически с летающими и исходные представители этих двух групп возникли от разных форм рептилий (Бок, 1963). В этой книге мы предпочитаем воздержаться от рассмотрения вопросов филогенеза основных групп животных, ныне относимых к классу птиц, который, быть может, орнитологи разделят на два или большее число самостоятельных классов совершенно так же, как некогда считавшийся единым отряд динозавров был разделен на два отряда — заврисхий и орнитисхий. Как бы то ни было, все птицы, пусть даже они окажутся объеди-

нением параллельно развивавшихся независимых ветвей, характеризуются многими общими важными чертами, подобно заврисхиям и орнитисхиям, которые до сих пор объединяются, конечно, не в точном таксономическом смысле, даже в специальных исследованиях, а не только в популярной литературе, под названием динозавров.

Нам кажется, однако, наиболее вероятным, что основные признаки организации всех птиц могли возникнуть лишь вследствие некоего «летающего» этапа в их историческом развитии и что, следовательно, ратиты также имели летающих предков.

О послеюрских мезозойских птицах мы знаем очень мало. Более или менее удовлетворительно изученными можно считать только два рода — *Ichthyornis* и *Hesperornis*, остатки которых были найдены с 1870 по 1872 г. в верхнемеловых морских отложениях штата Канзас и были описаны Ч. О. Маршем. Имеются, однако, находки отдельных скелетных экземпляров; это дает нам надежду на то, что в будущем история меловых птиц будет изучена гораздо полнее. Тут же надо, однако, заметить, что исследования Дж. Т. Грегори (1952) показали несостоятельность сделанной Маршем реконструкции «ихтиорниса» как «зубастой» птицы: нет никаких доказательств того, что ихтиорнис обладал зубами. Фрагментарная нижняя челюсть с зубами и обломки верхней челюсти с альвеолами для зубов принадлежат, как утверждает Грегори, какому-то мозазавру (нижняя челюсть — молодой особи мозазавра рода *Clidastes*). Таким образом, характер челюстей ихтиорниса остается неизвестным. Вполне возможно, что и он, подобно гесперорнису, обладал зубами, но это не доказано. Так или иначе, в позднем меле на Земле существовали уже многочисленные и разнообразные птицы — животные весьма высоко организованные, способные успешно конкурировать с экологически близкими к ним формами рептилий. Тот факт, что до сих пор более или менее достоверно известны палеонтологам лишь водоплавающие меловые птицы, указывает на то, что к этому времени птицы успели испытать значительную адаптивную радиацию. Может быть, ихтиорнис был водоплавающей морской птицей; об этом говорит нахождение его остатков в морских слоях. Но нет никакого сомнения в том, что водоплавающий образ жизни не был первичным для пернатых — они должны были возникнуть первоначально путем адаптации к летанию в наземной среде.

Разительный пример специализации дает организация представителя другого рода — *Hesperornis*. Передняя конечность у гесперорниса представляет крайнюю степень редукции — осталась лишь сильно редуцированная плечевая кость. Грудина была без киля. Грегори (1952) находит, что челюсти гесперорнисов обнаруживают конвергенцию с таковыми мозазавров. Эти птицы представляли собой, действительно, своеобразный этологический тип.

Они, несомненно, жили на воде и в воде, а на берег могли выходить лишь в период размножения. С точки зрения рассматриваемой нами проблемы причин вымирания, особенного внимания заслуживает конвергенция с мозазаврами. Такая экологическая близость высоко организованных гомеотермных животных с типично мезозойскими пресмыкающимися должна была быть опасной для небольших мозазавров; гесперорнисы могли быть конкурентами этих водных рептилий, а может быть, и пожирателями их молоди. Для освещения этого вопроса большое значение могут иметь, конечно, палеоневрологические данные. В статье о головном мозге зубастых птиц Т. Эдингер (1951) отмечает, что имеющиеся материалы по меловым птицам не позволяют нам составить полное представление о форме головного мозга этих птиц. Однако изученные фрагменты черепа и эндокраниальных отливов не указывают на сохранение у этих птиц каких-либо черт рептилийного мозга. «Они показывают, что у *Hesperornis* задний мозг и средний мозг имели форму и расположение, как у современных птиц, и что у *Ichthyornis* расположение отделов мозга одного по отношению к другому и к другим органам головы было типично птичьим» (там же, стр. 23). Таким образом, эти скудные данные все-таки, по заключению крупного палеоневролога, указывают на типично птичью организацию головного мозга гесперорниса и ихтиорниса, вопреки мнению Марша (1880), который на основании изучения грубых реконструкций головного мозга меловых птиц решил, что он занимает переходное положение между типом рептилийным и типом птичьим. Так или иначе, это различие в строении головного мозга гесперорнисов и мозазавров указывает на существенное превосходство первых над вторыми, превосходство, которое должно было иметь большое, если не решающее, значение в борьбе тех и других за существование в меловых морях. Однако гесперорнисы могли успешно конкурировать не со всеми мозазаврами, а лишь с теми из них, адаптивная зона которых полностью или хотя бы в заметной части совпадала с адаптивной зоной гесперорнисов.

Таким образом, эволюция и экогенетическая экспансия меловых водоплавающих птиц должны были иметь существенное значение в вытеснении некоторых морских рептилий, до того процветавших в мезозое. Редкость же остатков меловых птиц в коллекциях музеев объясняется преимущественно неполнотой летописи.

Тафономические факторы всегда надо иметь в виду при изучении вопроса о значении птиц в экстерминации рептилий и других организмов; самое строение скелета, его «облегченность» в силу присутствия пневматических костей, особенно у летающих форм, наличие перьевого покрова, относительно небольшие размеры этих животных и их связь с биотопами, зачастую отдаленными от мест осадконакопления,— все это существенно уменьшает шансы

захоронения и сохранения в ископаемом состоянии остатков большинства форм птиц.

Палеоорнитолог сравнительно часто имеет дело с остатками бегающих птиц различного происхождения. Это не удивительно: нелетающие птицы часто достигают значительной величины, а кости их посткраниального скелета более или менее массивны и прочны. Кроме того, они нередко живут в стациях, откуда их костные остатки сравнительно часто переносятся водой во впадины, где происходит осадконакопление. В некоторых более или менее изолированных биотопах, где птицы не встречали значительной конкуренции со стороны млекопитающих и где не было хищников, опасных для нелетающих животных, отдельные ветви летающих птиц давали начало бегающим формам.

Говоря о причинах вымирания мезозойских наземных рептилий, в первую очередь динозавров, мы ищем врагов и конкурентов этих животных прежде всего среди млекопитающих. Это представляется вполне естественным, поскольку звери в общем довольно близки в экологическом отношении к наземным пресмыкающимся мезозоя. Однако уместно поставить вопрос, не могли ли какие-либо птицы принять участие в экстерминации рептилий.

В поисках ответа на этот вопрос мы, нам кажется, должны прежде отметить, что летающие птицы могли быть конкурентами и врагами летающих рептилий — птерозавров: эти группы животных относительно близки одна к другой, и птицы, как более высоко организованные летуны, могли вытеснять летающих ящеров. Дж. Мейнард Смит (1958, стр. 251) писал: «Вымирание птерозавров, возможно, было вызвано конкуренцией со стороны птиц». Это представляется нам вполне вероятным. Л. И. Хозацкий и К. Б. Юрьев (1964, стр. 593) писали, что «в соревновании за господство в воздухе птерозавры не выдержали соперничества со своими более прогрессивными противниками — птицами». Птицы, действительно, стоят по своей организации выше птерозавров, о чем свидетельствует, прежде всего, строение органов летания. Исходное строение крыльев птерозавров несло в себе коренные недостатки, которые не мешали развитию и преуспеянию этой группы, пока у нее не было столь серьезных соперников, как птицы. «Нерасчлененность крыльев и отсутствие жестких опор на всем протяжении летательных перепонок, за исключением их переднего края,— по словам Хозацкого и Юрьева (там же, стр. 593),—ограничивали возможность изменения площади и очертаний несущих плоскостей (крыльев), что весьма затрудняло маневрирование полетом». Добавим, что при нерасчлененности крыла травматическое повреждение в любой точке создавало опасность для всего крыла в целом. Летучие мыши в этом отношении построены гораздо целесообразнее, а тип строения птичьего крыла в принципе еще более совершенен. Что же касается опасности, которой подвергались со стороны летающих птиц не

«воздушные», а «наземные» рептилии, то она, вероятно, не была особенно большой, пока не развились хищные птицы, способные нападать на «наземных» ящеров. Точные даты возникновения дневных и ночных хищных птиц, конечно, не известны, но все же древнейшие из доныне найденных остатков Accipitres и Striges приурочены к нижнему эоцену. Вполне вероятно, что они представляли немалую угрозу молоди наземных рептилий еще в меловое время. Однако у нас нет оснований думать, что хищные птицы позднего мезозоя, если они тогда уже существовали, сыграли крупную роль в экстерминации крупных динозавров.

Нет, впрочем, никакого сомнения в том, что в позднем меле существовали многочисленные летающие птицы «нового» типа и что их эволюция отразилась на судьбе многих позднемезозойских ящеров суши.

История бегающих птиц и особенно первые ее этапы имеют несравненно большее значение для освещения причин вымирания рептилий.

В раннем эоцене бегающие птицы имели очень широкое распространение — геологическая летопись недвусмысленно свидетельствует об этом. В некоторых случаях устанавливается определенная связь таких форм с теми или иными группами летающих птиц, т. е. случаи возврата к «наземной» жизни, свойственной уже предкам этих бегающих форм.

Род *Diatryma*, представляющий собой тип отряда Diatrymiformes или Diatrymae, был впервые обнаружен в относимых к нижнему эоцену отложениях штата Нью-Мексико. Затем он был найден в эоцене Нью-Джерси, Вайоминга и Колорадо, а позже — в нижнем эоцене Франции, в Монтелоне, неподалеку от Реймса. *Diatryma gigantea* в высоту значительно превосходит 2 *м*. Ее огромная голова, с мощным клювом, по наружному виду похожа на голову *Phororhacos*, гигантской нелетающей птицы из миоцена Южной Америки. Строение неба— неогнатического типа. Задние конечности — массивные. Было описано много видов: *Diat. gigantea* Cope, *Diat. ajax* Shufeldt, *Diat. regens* Marsh, *Diat. steini* Matthew et Granger, *Diat. filifera* Cockerell, *Diat. sarizini* Schaub.

Хотя систематическое положение диатрим остается пока спорным, отнесение их к группе килеватых птиц, или летающих, не вызывает у специалистов сомнения (Пивто, 1955; Дементьев, 1964).

К отряду диатрим часто относят семейство Gastornithidae. Сюда принадлежит гигантская птица *Gastornis parisiensis* Hébert, обнаруженная в конгломерате Медон (спарнакский ярус нижнего эоцена) еще в 1855 г. Позже был описан *Gast. edwardsi* Lemoine, остатки которого были найдены в танетских слоях нижнего эоцена окрестностей Реймса. Долло описал дистальную часть бедренной кости гасторнисов из низов ланденского яруса Бельгии. Из нижнего эоцена Лондонского бассейна был описан *Gast. klaaseni* New-

ton. Кроме того, были выделены формы, близкие к этому роду, происходящие также из эоцена, преимущественно нижнего, Западной Европы (Пивто, 1955, стр. 1073).

Весьма знаменательно это относительное обилие вторичноназемных птиц в столь раннюю эпоху развития гомеотермных тетрапод. Примечательно и широкое их распространение, устанавливаемое находками ископаемых форм, хотя кости птиц вообще сохраняются в толщах осадочных пород довольно редко. Зубы млекопитающих — органы исключительной прочности, которые сохраняются в ископаемом состоянии гораздо чаще, чем кости, и представляют для исследователя ценный материал, дающий ему представление о вымерших формах. Птицы лишены таких образований. И все же в разных странах найдены многие остатки, недвусмысленно свидетельствующие о существовавших еще в раннем эоцене бегающих птицах.

Таким образом, еще в раннем эоцене довольно широко были распространены «вторичноназемные» птицы, филогенетические связи которых с килеватыми, «летающими» птицами не подлежат сомнению. Что же касается страусообразных птиц, то сведения об их эоценовых предках крайне скудны. Известен один род *Eleutherornis*, описанный по фрагменту таза из лютетских (среднеэоценовых) отложений Швейцарии (Пивто, 1955). Другие ратиты, и среди них поистине гигантские формы, известны только из более молодых пластов относительно изолированных областей (Южная Америка, Новая Зеландия, Мадагаскар и др.). Такие формы не дают нам представления о первых фазах эволюции нелетающих птиц. Что же касается упомянутых нами раннеэоценовых нелетающих птиц, то к ним относятся следующие строки, принадлежащие крупному французскому палеонтологу Пивто (1955, стр. 1073): «Это развитие гигантских наземных птиц в начале эоцена, когда млекопитающие были мелкими формами (например, представитель лошадиных, род *Eohippus* по своим размерам не превосходил лисицу) и когда земной шар вследствие исчезновения рептилий — динозавров — в некотором роде представлял собой «пустое место» (по меньшей мере в некоторых областях среды), можно толковать как попытку птиц овладеть наземной областью. Но с быстрым развитием и расцветом плацентарных млекопитающих они не преминули исчезнуть из этой области на всем пространстве голарктических территорий». Это — весьма примечательное заявление авторитетного специалиста, хотя он тут, по нашему мнению, прав не во всем. Мы считаем ошибочным утверждение Пивто, будто бы динозавры оставили после себя «пустое место», которым могли воспользоваться какие-то другие наземные позвоночные. Основная мысль, которую мы стремимся обосновать в этой книге, заключается в том, что высшие группы наземных организмов самым активным образом участвовали в вытеснении низших. Тут Пивто повторяет то,

по нашему мнению, неверное положение, которое принимается едва ли не подавляющим большинством биологов и геологов. Но в остальном его замечания о роли раннеэоценовых птиц заслуживают самого пристального внимания.

Правда, крупные звери существовали не только в раннем эоцене, но и в палеоцене. Однако таких было сравнительно мало, и среди них не было хищников, которые могли бы представлять серьезную опасность для гигантских птиц.

Таким образом, еще в раннем эоцене широкое распространение, бесспорно, имели огромные бегающие птицы, остатки которых, правда, довольно редкие, найдены и в Европе, и в Америке. Та их «попытка овладеть наземной областью», о которой пишет Пивто, свидетельствует, по-видимому, в пользу того, что в течение некоторого времени птицы могли занимать весьма видное место среди наземных, нелетающих позвоночных. Быстро эволюировавшие тогда млекопитающие еще не могли воспрепятствовать широкому распространению «наземных» птиц. Тот факт, что в раннем эоцене эти птицы были едва ли не крупнейшими животными суши, указывает на то, что тогдашние млекопитающие еще не достигли того безраздельно доминирующего положения, к которому они пришли в более поздние эоценовые времена. Эта ситуация, существовавшая в раннем эоцене,—и, вероятно, несколько ранее, но по скудости геологической летописи у нас нет данных о палеоценовых, а тем более о верхнемеловых «наземных» птицах,— заслуживает сравнения с тем положением, какое крупные бегающие птицы занимали значительно позже в Южной Америке, а также на Мадагаскаре, островах Новой Зеландии и в Австралии. На только что упомянутых территориях некоторые бегающие птицы достигли огромных размеров и были крупнейшими наземными животными лишь потому, что там по тем или иным причинам не было таких зверей, которые могли бы быть особенно опасными соседями этих птиц. Появление хищников и конкурентов, а также тех зверей, даже мелких, которые могли существенно влиять на среду, изменяя ее условия, вызывало более или менее быстрое оттеснение или даже вымирание видов гигантских бегающих птиц. Зверей, которые могли бы исполнять такую роль по отношению к диатримам, гасторнисам и другим «наземным» птицам, в раннем эоцене, по-видимому, было мало или не было вовсе. Между прогрессивно развивавшимися млекопитающими и, быть может, несколько опередившими их на суше бегающими птицами тогда существовало некоторое равновесие; но оно нарушилось геологически очень скоро, еще в эоцене: раннеэоценовые бегающие птицы-гиганты скоро вымерли вследствие дальнейшего прогрессивного развития млекопитающих.

Развитие способности полета и сопряженные с этим коренные изменения не только передних конечностей, но и других важных органов (особенно челюстей), исключили возможность многих важ-

ных адаптаций, обычных в «наземной» жизни тетрапод. Передние конечности, превратившись в крылья, уже не могли развиваться в сторону приспособления к хватанию, лазанию, рытью, беганью. Редукция зубной системы, ненужной и неудобной при «птичьем» образе жизни, сделала невозможным приспособление к разгрызанию и разжевыванию растительной и животной пищи, а также защиту против нападений хищников с помощью клыков и других зубов. Словом, совершенное приспособление к «птичьему» образу жизни существенно ограничило перспективы развития в направлениях, важных для жизни позвоночных, передвигающихся по суше при помощи ног. Вследствие этого по мере расселения на суше различных наземных млекопитающих сильно сокращались шансы на удержание нелетающими птицами чисто «наземных» биотопов.

Естественно возникает вопрос, почему же птицы, перешедшие к нелетающему образу жизни, могли в какой-то степени опередить млекопитающих в освоении некоторых стаций на суше?

Ответить на этот вопрос, над которым, как мы видели, задумывался Пивто, нелегко. Возможно, что в этом ускоренном распространении птиц имел значение способ локомоции их летающих предков. Полет, сменивший у предков птиц парашютирование,— всегда относительно быстрый способ передвижения. С развитием же относительно быстрой локомоции неразрывно связаны глубокие прогрессивные изменения в деятельности основных систем органов животного: центральной нервной системы, мускулатуры, кровеносной системы и других систем, причем эти изменения происходят в связи с быстрым совершенствованием гомеотермии. Птицы могли оказаться в целом относительно «скороспелым» классом гомеотермных животных суши, где, однако, их экогенетические возможности были не столь широки, как у млекопитающих. Древнейшие бегающие птицы уже известны из танета — одного из наиболее древних подразделений нижнего эоцена. Этот тип адаптации должен был существовать в гораздо более древние времена. А потому вполне возможно, что ранние бегающие птицы, несмотря на свои, вероятно, относительно малые размеры, активно участвовали в вытеснении «владык» мезозойской суши — динозавров. Но птицы — специализированные животные, а потому, прочно господствуя в одних стациях «наземной» среды, они не могли предъявить особенно серьезные претензии на господство во многих других.

Сделаем общие выводы о роли птиц в экстерминации мезозойских рептилий.

Птицы — по самой сущности своей организации высоко активные, быстро передвигающиеся животные. В процессе эволюции они довольно быстро стали относительно весьма совершенными гомеотермными животными, способными успешно вытеснять рептилий изо всех биотопов, в которых они могли с ними встречаться.

В позднем меле птицы, по всей вероятности, принимали активное участие в экстерминации, вытеснении по крайней мере некоторых групп водных рептилий, прежде всего менее крупных мозазавров, для которых гесперорнисы и им подобные птицы были весьма опасными соседями.

Значительно превосходя птерозавров по совершенству структуры и функций своих крыльев, а также и по другим основным признакам, птицы весьма деятельно участвовали в вытеснении этих ящеров из «воздушной» среды.

Прогрессивное развитие птиц, выразившееся, в частности, в значительном совершенствовании центральной нервной системы и поведения, обеспечивало им победу над пресмыкающимися всюду, где только представители этих двух классов оказывались совместно жившими или хотя бы периодически встречавшимися.

При оценке значения птиц в вымирании рептилий надо всегда иметь в виду, что организация птиц в общем весьма неблагоприятна для сохранения их остатков в ископаемом состоянии. Оставляя в стороне относительную легкость их скелета, мы должны помнить, что перьевой покров, имеющийся у всех птиц, задерживает опускание трупов на дно, и этим удлиняется тот промежуток времени, в течение которого происходит распад остатков еще до поступления их на дно, где может происходить их погребение под осадками.

Наличие остатков гигантских бегающих птиц вторичноназемного образа жизни уже в основании нижнего эоцена говорит в пользу того, что птицы в некотором смысле несколько опередили млекопитающих в освоении отдельных стаций наземной среды. Вполне вероятно, что такие птицы существовали уже в меле. Более или менее успешное и широкое развитие нелетающих гигантских птиц продолжалось недолго — до тех пор, пока не возникли их опасные конкуренты и враги среди зверей. Еще задолго до конца эоцена бегающие вторичноназемные птицы, по-видимому, теряют свое заметное положение в «наземной» фауне суши.

Все это, однако, говорит за то, что первые «наземные» птицы развились из «воздушных» значительно раньше, вероятно, еще в меле. Такие птицы должны были принимать значительное участие в экстерминации многих мезозойских рептилий суши.

Летающие птицы, существование и диверсификация которых в позднем меле вполне доказаны, также могли играть некоторую, хотя, вероятно, не первостепенно важную роль в вытеснении наземных пресмыкающихся мезозоя — разных динозавров, прежде всего мелких. Существенная роль летающих птиц в вытеснении птерозавров едва ли подлежит сомнению.

О РОЛИ МЕЛОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ВЫМИРАНИИ ДИНОЗАВРОВ

До недавнего времени большинство палеонтологов и геологов, которые рассматривали проблему исторического развития наземных позвоночных, считали, что у нас чрезвычайно мало достоверных сведений о меловых млекопитающих, особенно же о плацентарных, которые в самом начале третичного периода заняли господствующее положение среди тетрапод суши. Этому взгляду в некоторой мере противоречили сведения американских исследователей о находках довольно хорошо сохранившихся меловых насекомоядных из толщи Дьядохта в Монголии. Однако Н. И. Новожилов (1954) выдвинул версию, поддержанную И. А. Ефремовым (1954), что эти остатки происходят не из толщи Дьядохта, которой приписывается верхнемеловой возраст, а из несогласно на ней залегающей толщи Гашато (Хашитау), принадлежащей к палеоцену. Это был чрезвычайно важный вывод; с ним считались как у нас, так и за границей. Некоторые ученые попытались воспользоваться им, для того чтобы отрицать существование плацентарных млекопитающих в меловом периоде и утверждать, что эта группа внезапно появилась лишь в начале кайнозоя.

Многие ученые были убеждены в том, что развитие тетрапод от мела к кайнозою дает одно из разительных доказательств правильности этого мнения. Эти исследователи игнорировали факт крайней скудости наших знаний о самых поздних меловых и самых ранних третичных фаунах наземных позвоночных. Возможности утверждать, что до сих пор достоверные остатки высших млекопитающих не найдены почти нигде ниже границы между мелом и палеоценом, они придавали большое, по существу, решающее значение. В этом отношении характерна позиция Ю. А. Елецкого, работающего в США. Особенно интересна его статья об относимых к датскому ярусу динозавроносных слоях земного шара и проблеме границы между мезозоем и кайнозоем (1962). Там автор, настаивающий на перенесении дания в кайнозой, утверждает, что на границе маастрихта и дания произошло геологически явно одновременное вымирание наземных и морских животных на всей поверхности Земли и что это великое событие отражает какое-то радикальное изменение физического режима нашей планеты. Такое событие вполне правильно может быть названо катастрофой или революцией. Оно, кстати, дает нам объективную и естественную границу между мезозоем и кайнозоем. Этот ученый и несколько раньше развивал мысль, что геологически внезапное исчезновение динозавров, за которым последовало столь же внезапное появление плацентарных млекопитающих, есть общепризнанный факт (Елецкий, 1956). Правда, это событие он в то же время называет одним из наиболее загадочных в геологической истории (Елецкий, 1962). Он признает,

что такое внезапное всесветное вымирание столь многочисленных господствующих групп животных, а также отдельных родов и видов представляется странным и непостижимым «с точки зрения палеонтолога-неодарвиниста» (там же, стр. 1010). Но что же делать, рассуждает Елецкий, если это «объективный геохронологический факт». Это, как он выражается, «загадочное фаунистическое изменение» дает возможность проведения границы между маастрихтом и данием (соответственно, между меловым и третичным периодами).

Однако скоро Елецкий убедился в необходимости внести существенную поправку в свою концепцию развития живой природы от мела до кайнозоя, о чем он открыто заявил в статье, опубликованной совместно с У. А. Клеменсом (Елецкий, Клеменс, 1965).

Сведения, накопившиеся в течение последних десяти лет, требуют внесения значительных исправлений в геохронологию истории жизни мировой суши.

Прежде, чем мы перейдем к анализу этих данных, следует коснуться вопроса, как надо понимать термин «млекопитающие» и на какие основные таксоны надо расчленять эту обширную группу, которая до настоящего времени обычно или почти всегда мыслится как единый класс естественной систематики животного мира. Относительно подразделения млекопитающих на основные таксоны, во всяком случае, могут существовать различные мнения.

Над систематикой млекопитающих много и плодотворно работал Дж. Г. Симпсон (1928, 1929, 1945, 1948, 1959 и др.). Класс Mammalia, по Симпсону (1959), происходит от одного отряда рептилий — Therapsida. Но Mammalia в целом, как утверждает этот автор, есть только ступень (grade), которой достигли несколько линий независимо одна от другой в процессе так называемого прогрессивного развития. Таким образом, млекопитающие, в общепринятом понимании этого слова, есть группа, возникшая полифилетически. Так, Monotremata представляются происшедшими совершенно особо, независимо от современных Marsupialia и Placentalia: эти две группы объединяются в подкласс Theria, который обособился от вымершего отряда Pantotheria. Совершенно отдельно от остальных млекопитающих произошли от терапсид подкласс Allotheria (к которому принадлежит отряд Multituberculata), а также Triconodonta и Symmetrodonta.

Различные черты высокой организации приобретались разными филогенетическими линиями Therapsida. Это такие качества, как гомеотермия, полное обособление желудочков в сердце, волосяной покров, относительно вертикальное положение конечностей, приобретение диафрагмы, вторичное небо, живородность, питание молоди молоком и другие виды заботы о детенышах, расширенная и более дифференцированная кора головного мозга и многие другие признаки. Все эти особенности возникали в разных линиях не обязательно и далеко не одновременно. Некоторые группы так и не

приобрели всего комплекса основных признаков млекопитающих и включаются в данный класс лишь потому, что мы понимаем его очень широко. Отдельные элементы этого комплекса были приобретены уже формами, которые обычно считаются рептилиями. Это дает Симпсону основание говорить о «почти млекопитающих» (1959, стр. 267). Такие животные, пожалуй, заслуживают названия Submammalia, которое, однако, не может иметь таксономического значения.

Мы считаем нужным подчеркнуть, что всякий таксон, который при ближайшем изучении оказался полифилетичным, должен быть разделен на единицы, отвечающие требованиям естественной монофилетической классификации. Поэтому, если будет окончательно установлена «искусственность» класса Mammalia в его нынешнем понимании, придется отказаться от этого таксона и рассматривать вместо него три, четыре или пять классов. Ведь именно так поступили систематики по отношению к южноамериканским млекопитающим, в частности копытным.

Вся совокупность данных о взаимоотношениях между отрядами и другими группами животных, доныне именуемых нами млекопитающими, говорит за то, что в очень отдаленные времена, не позднее триаса, обособились отдельные главные ветви, которые в дальнейшем эволюировали совершенно независимо одна от другой. Правда, это была во многом параллельная эволюция, ведшая к более высокой организации. Поэтому мы можем, нам кажется, говорить о млекопитающих, имея в виду не таксон, а ступень или, точнее, ступени, довольно близкие одна к другой по высоте организации, так же как мы говорим о динозаврах, зная, что это слово искусственно объединяет два совершенно различных таксона, два отряда, происходящих, правда, от довольно близких предков.

Приступая к рассмотрению возможного воздействия этих высших гомеотермных позвоночных на судьбы динозавров и других мезозойских рептилий, мы имеем в виду все группы млекопитающих и «почти млекопитающих», претерпевавших более или менее быструю восходящую эволюцию, прогрессивное развитие, позволявшее им успешно бороться за существование, вытеснять экологически близких к ним пресмыкающихся.

Соответственно сказанному мы постараемся проанализировать здесь данные не только о меловых плацентарных (Eutheria), но и обо всех других группах зверей того времени.

Для понимания развития млекопитающих в позднем меле большое значение имеют сведения об их предшественниках, живших в раннем меле. Число нижнемеловых местонахождений Theria пока невелико, но оно, как это будет видно из дальнейшего, может быстро расти; надо только уметь искать и не жалеть труда на поиски.

В настоящее время определенно указываются плацентарные млекопитающие из отложений древнее верхнего мела.

Еще в 1947 г. Шикама описал одну форму ископаемого млекопитающего из угленосной толщи Хузин в Южной Маньчжурии. Это, правда, только три моляра правой стороны на неполной нижней челюсти, но Шикама дал образцу видовое название *Endotherium niinomii*. Не только сам автор, но и другие ученые, в частности, Б. Паттерсон (1956) и Клеменс (Елецкий, Клеменс, 1965), считают эту форму несомненно принадлежащей к подклассу Theria и, как они выражаются, эвтерио-метатериевой ступени. Возраст хузинской толщи представляется несколько спорным: Паттерсон (1956) думает, что она скорее нижнемеловая, чем верхнеюрская, Клеменс (Елецкий, Клеменс, 1965) говорит, что она, вероятно, является нижнемеловой. Как думает Клеменс, эти ископаемые остатки, так же как и некоторые другие, свидетельствуют, быть может, о дифференциации примитивных Theria на сумчатых и плацентарных либо в начале позднего мела, либо даже в раннем меле.

В 1951 г. Паттерсон сообщил об открытии местонахождения раннемеловых млекопитающих близ Форестбурга в Техасе. Костеносный слой подчинен толще Тринити-Санд. Вслед за этим были найдены еще два местонахождения, давшие фрагментарный материал, подобный тому, который был обнаружен в первом местонахождении (Паттерсон, 1956). Всего было собрано около 300 остатков млекопитающих, в подавляющем большинстве изолированные зубы. Из определимого материала триконодонтов оказалось 77, многобугорчатых 135, симметродонтов 4, а кроме того, 34 образца терий, инфраклассовое положение которых остается неясным, но, как выражается Паттерсон, все они принадлежат к метатериево-эвтериевой ступени. Напомним, что многобугорчатых, или Multituberculata, Паттерсон относит, как и Симпсон, к подклассу Allotheria, а в подкласс Theria включает инфраклассы Pantotheria с отрядом Symmetrodonta, Metatheria с единственным отрядом Marsupialia и Eutheria. Последний инфракласс, в сущности, тождествен плацентарным, хотя о характере плацентации ископаемых (и притом столь древних) форм мы судить не можем. Таким образом, терии сумчато-плацентарного уровня составляют здесь 13,6% всех определимых образцов млекопитающих.

Толща Тринити-Санд, содержащая эти остатки, а также много остатков рыб, включая *Ceratodus*, который до сих пор не был известен в нижнем меле Северной Америки, остатки бесхвостых амфибий семейства Leptodactylidae, фрагменты челюстей различных мелких ящериц, изолированные элементы карапакса и пластрона черепах, обломки костей крокодилов, зубы карнозавров и орнитоподовых динозавров, остатки птерозавров, принадлежит, по автору, к верхней части нижнего мела, точнее, к нижней части альба.

В начале 1964 г. Палеонтологический музей имени Шулера Южного методистского университета начал систематическую разведку отложений приблизительно того же возраста в северной час-

ти округа Уайз. Для поисков микроскопических остатков позвоночных было взято около 50 *т* породы из местонахождений этих ископаемых. Остатки млекопитающих были обнаружены лишь в одном местонахождении на территории имения Л. Бутлера; там было извлечено 11 образцов млекопитающих. Это три изолированных зуба многобугорчатых и несколько зубов какого-то млекопитающего, похожего на формы, описанные Паттерсоном. Изучивший эти остатки Б. Г. Слафтер (1965) пишет, что, несмотря на малочисленность образцов, они сохранились в большинстве лучше, чем описанные Паттерсоном, а потому их исследование значительно обогатило наши сведения об этих древних терийных. При промывке осадков, содержавших остатки млекопитающих, были извлечены и другие ископаемые, причем наиболее обильно оказались представленными ганоидные чешуи и зубы какого-то вида Lepidotidae. Из других рыб встречены *Ceratodus*, возможно, *Caturus* и разнозубая акула. Тетраподы представлены обломками панцирей черепах, зубами и обломками зубов камптозавров и крокодилов, костями бесхвостых амфибий, саламандр и ящериц.

В настоящее время, по-видимому, только начинается новый период поисков древнейших высших млекопитающих. Исследования Слафтера показали, что остатки плацентарных можно находить и в нижнемеловых отложениях. Однако для этого необходимы систематические поиски и применение новых очень эффективных методов извлечения ископаемых остатков из осадочных пород. Ведь для того, чтобы найти 11 крошечных зубов, Слафтеру и его сотрудникам пришлось промыть около 50 *т* породы. Можно с уверенностью сказать, что проведение поисков и препаровки в таких масштабах приведет палеонтологов к чрезвычайно важным открытиям.

До самого недавнего времени относительно большое число примитивных млекопитающих указывалось в юре. В меле их находили мало и преимущественно в верхних частях системы. Теперь, по-видимому, их будут обнаруживать в разных странах всех материков на разных уровнях меловой системы — стоит только применять новейшие методы массовых поисков и раскопок. Можно ожидать, что раскроются многие тайны прошлого и будут получены разительные подтверждения дарвинистского понимания истории животного мира.

Обратимся теперь к данным о млекопитающих позднемеловой эпохи. К концу 20-х годов считалось установленным существование плацентарных млекопитающих в позднем меле. Об этом свидетельствовали находки из формации Дьядохта в Монголии и, с меньшей достоверностью, из формаций Лэнс и Хелл-Крик в Северной Америке (Симпсон, 1927, 1929). Значительно позже Симпсон (1951) писал, что плацентарные млекопитающие составляли более крупный и более разнообразный элемент наземной фауны позднего мела, чем это предполагалось раньше.

Однако Новожилов и другие советские исследователи, детально изучавшие меловую фауну Монголии, высказались против верхнемелового возраста тех находок, которые американцами указывались из формации Дьядохта. Как мы уже сказали, Новожилов (1954) заявил, что конкреции, в которых сохранились остатки плацентарных млекопитающих, происходят не из меловых отложений, а из слоев палеоценовой формации Гашато.

В 1961 г. Клеменс описал зуб, найденный, по всей вероятности (так говорит сам автор), в «меловой части» толщи Норт-Горн, в Драгон-Каньоне, в штате Юта. Это открытие, как отмечает Клеменс (1961), сильно расширяет установленное зоогеографическое распространение позднемеловых млекопитающих в Северной Америке. Ископаемое представляет терийный верхний моляр, сохранившийся в обломке верхней челюсти. Коронковые размеры моляра следующие: длина 3,65 *мм*, ширина 5 *мм*. По величине и морфологии зуб не отличим от *Pediomys hatcheri* Osborn, найденного в формации Лэнс в восточном Вайоминге. Возможно, что сходство не оправдывает отнесение этих форм к одному виду или даже к одному роду, но, как утверждает автор, пока нет данных, которые препятствовали бы такому определению. Зуб был найден на муравьином бугре близ каменоломни Национального музея США. Слои, обнажающиеся в каменоломне и по близости от нее, считаются «меловой частью» толщи Норт-Горн. Слои же, называемые «палеоценовой частью» этой толщи, обнажаются в нескольких сотнях футов от данной точки. Эксперименты показали, что муравьи могут переносить мелкие ископаемые на расстояние приблизительно в 100 футов, но расположение этого муравьиного бугра говорит за то, что зуб был, вероятно, извлечен из «меловой части» толщи.

До 1958 г. в Северной Америке почти всех позднемеловых млекопитающих находили в точках, расположенных к востоку от Скалистых гор в Альберте, Монтане, Вайоминге и Южной Дакоте. Единственный образец, указанный из местности, расположенной внутри этой горной системы, представляет маммалийный зуб, встреченный близ Ред Лодж, в Монтане (Джепсен, 1931). Моляр *Pediomys* из Драгон-Каньона — второй образец, найденный внутри провинции Скалистых гор; он, по словам Клеменса, расширяет зоогеографическое распространение позднемеловых млекопитающих далеко на юг от прежде доказанного. *Pediomys* — обычное млекопитающее толщи Лэнс в восточном Вайоминге. В третичных отложениях *P. hatcheri* не найден; по-видимому, он не был предком каких-либо доныне известных третичных млекопитающих. Клеменс (1961) считает вероятным, что биозона этого вида ограничивается североамериканским мелом. Из сказанного следует, что род *Pediomys*, в частности вид *P. hatcheri*, давно известен в верхах верхнего мела Северной Америки, и названный вид просто-напросто обычен там для этой части мела. Слафтер (1965) приводит для нижнемело-

вых (альбских) эвтериев (*Pappototherium pattersoni*) следующие замеры переднезаднего диаметра зуба: 1,8, 1,6, 1,2, 2,4, 2,2 *мм*; поперечный диаметр еще одного зуба составляет 1,7 *мм*. Таким образом, линейная величина коренного зуба *Pediomys hatcheri* более чем вдвое превышает таковую коренных зубов *Pappotherium pattersoni*, описанного Слафтером из нижнемеловых отложений Техаса. Очевидно, *P. hatcheri* был значительно крупнее *Pap. pattersoni*.

Прежде думали, что локальные позднемеловые фауны млекопитающих Северной Америки состоят преимущественно из многобугорчатых и сумчатых, плацентарные же составляют там незначительный элемент. Такой взгляд требует, как говорит Клеменс, некоторого корректива. Это касается фауны млекопитающих формации Лэнс, которую изучает Клеменс. Подобный же состав имеют, как показывают коллекции Канзасского университета, фауны млекопитающих формаций Фрутлэнд и Керклэнд. Самые поздние верхнемеловые локальные фауны с явно иным составом известны в слоях, залегающих лишь десятью футами ниже кровли формации Хелл-Крик. Их изучает Р. Э. Слоан из университета Миннесоты. В этих фаунах господствуют многобугорчатые и плацентарные, а сумчатые сравнительно редки. Присутствие плацентарных установлено также в верхней части формации Эдмонтон.

Клеменс (Елецкий, Клеменс, 1965) писал, что он должен принять безоговорочно выводы Новожилова, так как ему не известны факты, которые опровергали бы их. Однако он ссылается на работу Беркей и Морриса (1927), где говорится, что многие слои песчаников формации Дьядохта содержат мириады мелких известковых конкреций, прослеживающихся на целую милю. А там, где эти авторы описывают литологически формацию Гашато, подобные конкреции совершенно не упоминаются. Далее, по словам Клеменса, в образцах фауны Гашато, хранящихся в Американском музее, нет тех видов млекопитающих, которые описывались как происходящие из формации Дьядохта. Следовательно, заключает Клеменс, если эти ископаемые остатки не происходят из меловой толщи Дьядохта, то они не происходят также и из толщи Гашато, а принадлежат к какой-то третьей фаунистической единице.

В статье о меловых млекопитающих Монтаны Р. Э. Слоан и Л. Ван Вален (1965) сообщают, что в районе Баг-Крик в 1962—1964 гг. были открыты местонахождения верхнемеловых млекопитающих. Там было найдено множество изолированных зубов млекопитающих, а также много обломков челюстей и сотни посткраниальных скелетных элементов этих животных. Эти находки были сделаны уже за первые 10 недель полевой работы. В самом богатом из этих местонахождений, получившем название «Муравьиных бугров Баг-Крик», кроме остатков зверей, обнаружены многочисленные остатки рыб, амфибий и рептилий (включая хорошо сохранившиеся зубы семи видов динозавров).

Локальная фауна Муравьиных бугров Баг-Крик — самая древняя из трех вновь открытых меловых фаун млекопитающих толщи Хелл-Крик, в западной части графства Мак-Кон. Эти фауны являются переходными от обнаруженных ранее верхнемеловых фаун к фаунам нижнего палеоцена. Они содержат североамериканские виды четырех семейств, которые прежде были известны только в нижнетретичных отложениях. Локальная фауна Муравьиных бугров встречается в верхней трети толщи Хелл-Крик.

Ранее изученные североамериканские позднемеловые фауны, как отмечают Слоан и Ван Вален (1965), характеризуются обилием многобугорчатых из группы птилодонтоидей, столь же многочисленными сумчатыми из дидельфид и гораздо более редкими примитивными плацентарными, обычно относимыми к насекомоядным (Симпсон, 1929). Древнейшие же третичные фауны, по словам Слоана и Ван Валена, характеризуются здесь отсутствием динозавров, редкостью сумчатых, присутствием многобугорчатых из семейств Eucosmodontidae и особенно Taeniolabididae и преобладанием плацентарных нескольких отрядов.

В комплексе ископаемых млекопитающих Муравьиных бугров Баг-Крик аллотерии (мультитуберкуляты) составляют немногим меньше 75%, плацентарные — около 25%, сумчатые — немногим более 1%. Авторы описали новый род и новый вид отряда насекомоядных *Procerberus formicarum*, а также новый род и новый вид из отряда кондилартр *Protungulatum donnae*. Недавно в меловых отложениях Америки обнаружены остатки приматов, отнесенных к новому роду *Purgatorius* (Ковальский, 1966). Ф. С. Шалай (1968, стр. 34) думает, что насекомоядные дали начало приматам «в конце мела или раньше».

В общем, все надлежаще изученные верхнемеловые фауны млекопитающих оказались состоящими из многобугорчатых, плацентарных и сумчатых. Доля, приходящаяся на каждую из этих трех групп, заметно варьирует в разных местонахождениях. В коллекциях, которые изучает Слоан, а может быть, и в локальной фауне Дьядохты еще до вымирания динозавров постепенно возрастает относительное обилие плацентарных и уменьшается численность сумчатых. Некоторые филогенетические линии верхнемеловых млекопитающих продолжаются в палеоцене, другие же, по-видимому, разделили участь динозавров. (Впрочем, нельзя считать доказанным, что никакие динозавры нигде не продолжали существовать в раннем палеоцене.) Таким образом, возросший интерес к позднемеловым позвоночным привел, по словам Клеменса (Елецкий, Клеменс, 1965), к установлению сложности состава и эволюционной истории млекопитающих позднего мела.

К. А. Кермак (1962) отметил, что только в верхах мела мы можем наблюдать совокупность форм млекопитающих нового типа. Об этом нам говорят, по словам Кермака, находки в слоях Лэнс и Дьядохта. В этой самой поздней части мелового периода жили

сумчатые, а также плацентарные, причем эти последние могут быть отнесены к нынеживущим отрядам. Таким образом, в 1962 г. Кермак считал монгольские находки, которые были признаны американскими учеными происходящими из верхов мела, действительно меловыми. Окончательное решение этого вопроса принесли исследования польских палеонтологов и геологов, которые показали, что в толще Дьядохта, действительно, содержатся, наряду с остатками динозавров и других животных мезозойского типа, не только зубы, отдельные кости или их фрагменты, но и целые черепа плацентарных млекопитающих.

З. Киелан-Яворовска и К. Ковальский (1965) сообщают интереснейшие данные, полученные Польско-Монгольской экспедицией в пустыне Гоби, в Баин-Дзаке. Важнейшими находками в этой местности были, по словам авторов, черепа мелких млекопитающих, заключенные в песчаниковые конкреции, у подножия Флейминг Клиффс. Первые черепа многобугорчатого и плацентарных млекопитающих в этом местонахождении были найдены американскими экспедициями (Симпсон, 1925, 1928, 1929; Грегори и Симпсон, 1926). Препаровка материала не закончена, а потому, как сообщают Киелан-Яворовска и Ковальский, пока еще нельзя дать точное число образцов, обнаруженных этой экспедицией. Вместе с млекопитающими было найдено десять черепов мелких ящериц, уже известных из данного местонахождения (Джилмор, 1943). На основе геологических данных оказалось возможным совершенно точно установить (Лефельд, 1965), что черепа млекопитающих местонахождения Баин-Дзак происходят из верхнемеловых пластов зоны *Protoceratops andrewsi*, а не из палеоцена, как это предполагалось ранее.

Следовательно, Польско-Монгольская экспедиция 1962—1964гг. доказала с полной несомненностью, что остатки млекопитающих, которым Новожилов был склонен приписать палеоценовый возраст, принадлежат к верхнему мелу. Описание этого материала, которое, надо надеяться, скоро порадует исследователей, даст нам немало нового для познания исторического развития плацентарных и многобугорчатых млекопитающих.

В недавно опубликованной статье Ковальский (1966) вновь категорически утверждает, что черепа плацентарных млекопитающих, найденные польскими исследователями, безусловно происходят из меловых слоев, содержащих также остатки динозавров. Род *Deltatheridium* теперь считается принадлежащим не к насекомоядным, а ко вновь выделенному отряду плацентарных, близкому к примитивным хищным.

Согласно недавно опубликованной статье Киелан-Яворовской (1967), Польско-Монгольская экспедиция обнаружила в меле Баин-Дзака остатки 30 млекопитающих, а именно 18 мультитуберкулят и 12 насекомоядных. Из тех четырех родов насекомояд-

ных, которые были в свое время установлены американскими учеными, был встречен, по сообщению Киелан-Яворовской, лишь один род *Zalambdalestes*, остальные же формы принадлежат, вероятно, к новым родам.

Таким образом, современная палеонтология располагает ценными материалами, свидетельствующими о существовании в позднем меле настоящих эвтерий. Из этих материалов наиболее видное место занимают две группы остатков плацентарных — зубы и обломки челюстей из толщи Лэнс, встреченные в разных точках Северной Америки, и костные остатки из толщи Дьядохта в Монголии. Ископаемые первой группы накоплялись в музейных коллекциях на протяжении очень долгого времени. Однако их не привлекали для расшифровки важнейших проблем развития и вымирания ископаемых фаун, вероятно, потому, что это были разрозненные коренные зубы. Специалисты изучали эти моляры, иногда определяли их не только до рода, но и до вида, причем остатки, принадлежащие к одному и тому же виду, порой встречались в различных значительно отдаленных одна от другой точках Северной Америки. После этого окаменелости укладывались в соответствующие ящики музеев, и о них не вспоминали, когда возникал вопрос о филогенетическом развитии и вымирании крупных групп наземных позвоночных.

Ископаемые второй группы, бесспорно, более совершенно сохранившиеся, сначала давали повод к размышлениям и умозаключениям о путях развития наземных позвоночных; но затем возникли серьезные сомнения в достоверности сведений о насекомоядных из слоев Дьядохты. Вскоре большинство палеонтологов, занимающихся вопросами истории тетрапод, отказалось верить в существование меловых плацентарных млекопитающих, которые указывались в Монголии. Некоторые исследователи усмотрели в этом даже новое доказательство катастрофического характера смены фаун на границе мела и кайнозоя. Позже, однако, оказалось, что меловая толща Дьядохта в самом деле содержит остатки плацентарных. И теперь мы вправе надеяться, что дальнейшие исследования вскоре дадут науке точные сведения о многих плацентарных конца мелового периода. Триконодонты, симметродонты и пантотерии, как группы, неизвестные в верхнем меле, не заслуживают, пожалуй, серьезного внимания при изучении причин вымирания наземных рептилий мезозойских типов. Из териев нельзя пренебречь возможным значением сумчатых, которые, конечно, были организованы гораздо выше, чем динозавры, и представляли собой их довольно опасных врагов. Сумчатые известны из позднего мела — их остатки сохранились в толщах Лэнс и Дьядохта.

К сумчатым, по-видимому, надо отнести *Camptomus*, принадлежность которого к подклассу Theria, не вызывает у исследователей сомнений. Эта форма найдена в толще Лэнс. У нее коракоид и ло-

патка сохранились как самостоятельные кости. Это могло бы дать повод сомневаться в принадлежности камптомуса к сумчатым, но М. Мак-Кенна (1961, стр. 11) указывает на то, что и у нынешних сумчатых родов *Phalanger* и *Phascolarctos* коракоид срастается с лопаткой на поздней стадии онтогенеза — много после того, как вошли в работу щечные зубы. Быть может, как замечает Мак-Кенна, изученные им особи представляют исключение, но и в таком случае они показывают, что коракоид мог оставаться самостоятельной костью у взрослых сумчатых приблизительно через 70 млн. лет после конца мелового периода. Позднее срастание коракоида с лопаткой довольно обычно не только у сумчатых, но и у неполнозубых. Вполне возможно, по Мак-Кенна, что коракоид оставался самостоятельной костью по крайней мере у некоторых меловых териев. Нет ничего удивительного, что у меловых сумчатых сохранялись некоторые черты примитивности, которые позднее стали сходить на нет (Клеменс, 1968). Вполне возможно, что определенную роль в историческом процессе вытеснения динозавров сыграли и сумчатые. Примитивные сумчатые известны в верхах палеоцена окрестностей Реймса во Франции (Луи, 1961).

Вытеснение же самих сумчатых, которые в раннем палеогенэ имели весьма широкое распространение, требует, конечно, специального исследования. По Г. О. Флетчеру (1954), основной причиной быстрого вымирания сумчатых на земном шаре было изменение климата и, возможно, развитие млекопитающих. Кроме того, что восхождение млекопитающих совпало с упадком рептилий, он ссылается на высказанное в литературе мнение, что многие из этих млекопитающих, мелкие, активные и хищные формы, уничтожали яйца рептилий. Однако тот факт, что сумчатые не только сохранились, но и претерпели сложную адаптивную радиацию на южных материках, достаточно убедительно свидетельствует в пользу того, что при отсутствии конкуренционного давления со стороны более высоко организованных млекопитающих или относительной слабости этого давления сумчатые смогли легко выдержать те изменения климата, которые Флетчер считает основной причиной вымирания сумчатых на всем земном шаре. Во всяком случае, вопрос о значении сумчатых в вымирании мезозойских наземных рептилий заслуживает внимания исследователей.

Мы должны признать, что история наземных позвоночных Австралийской области имеет немаловажное значение для освещения вопроса о влиянии эволюции и экспансии млекопитающих на судьбы мезозойских групп рептилий, особенно динозавров. Действительно, было бы очень желательно иметь сведения о самых поздних меловых пресмыкающихся этой области и о наиболее ранних живших там млекопитающих. Такие данные помогли бы нам выяснить роль сумчатых, этих относительно низко организованных млекопитающих, в вытеснении динозавров. К сожалению, однако,

такие палеонтологические сведения пока слишком скудны и отрывочны. Правда, во многих местах Квинсленда найдены остатки мезозойских рептилий — ихтиозавров, плезиозавров и динозавров (Флетчер, 1954). Однако остатки динозавров происходят, насколько нам известно, из отложений не моложе верхов нижнего мела. Содержащееся в «Основах палеонтологии» указание на то, что род *Rapator* имеет верхнемеловой возраст, является, вероятно, простой опечаткой, так как автор, установивший этот род (Хюне, 1956), отмечает, что единственная находка данной формы («metacarpale очень крупного животного») происходит из аптских слоев Нового Южного Уэльса. В то же время самые древние из вполне достоверных остатков сумчатых Австралийской области обнаружены в слоях, относимых к плиоцену или плейстоцену.

Однако вполне возможно, что дальнейшие поиски ископаемых наземных позвоночных верхнего мела и третичной системы приведут к обнаружению материала, который позволит специалистам подойти к решению вопроса о факторах вымирания динозавров в Австралии. Надежду на это укрепляет некоторый успех поисков, предпринятых под руководством А. Стиртона (1955) на территории, расположенной к востоку от оз. Эйр в Южной Австралии. Там найдены остатки сумчатых, возраст которых может оказаться среднеплиоценовым. Кроме того, несколько позже появилось краткое сообщение М. Ф. Глесснера, Б. Мак-Гоуран и М. Уэйд (1961) о находке обломка диафиза бедренной кости кенгуру близ гор. Гамильтона, тоже на юге Австралии, в кварцевых песках, подстилаемых и перекрываемых отложениями, которые, по словам этих авторов, хорошо датируются соответственно как тортон и бурдигал. На этом основании слои, в которых найден обломок кости, относятся упомянутыми исследователями к гельвету (средний миоцен).

Так или иначе, в настоящее время скудость сведений о динозаврах и ископаемых сумчатых делает невозможным решение вопроса о факторах вымирания динозавров в Австралийской области.

При рассмотрении вопроса о вымирании некоторых группы тетрапод, особенно же динозавров, в течение позднего мела никак нельзя ограничиваться анализом данных о териях сумчато-плацентарного уровня; надо учитывать и историю других групп млекопитающих на протяжении того же отрезка геологического времени.

Прежде всего, внимания заслуживают многобугорчатые, которые, впервые появившись в доступной нам летописи еще в поздней юре, продолжали существовать на протяжении значительного отрезка раннего кайнозоя. Имеющиеся сведения об этих ископаемых животных дают одно из ярких доказательств неполноты геологической летописи. Схема, представленная на рис. 16, показывает отрывочный характер этой летописи; существование многобугорчатых указывается в самом конце юры, затем в верхней части раннего мела, в конце позднего мела и, наконец, на протяжении довольно длинного отрезка палеогена — в палеоцене и эоцене.

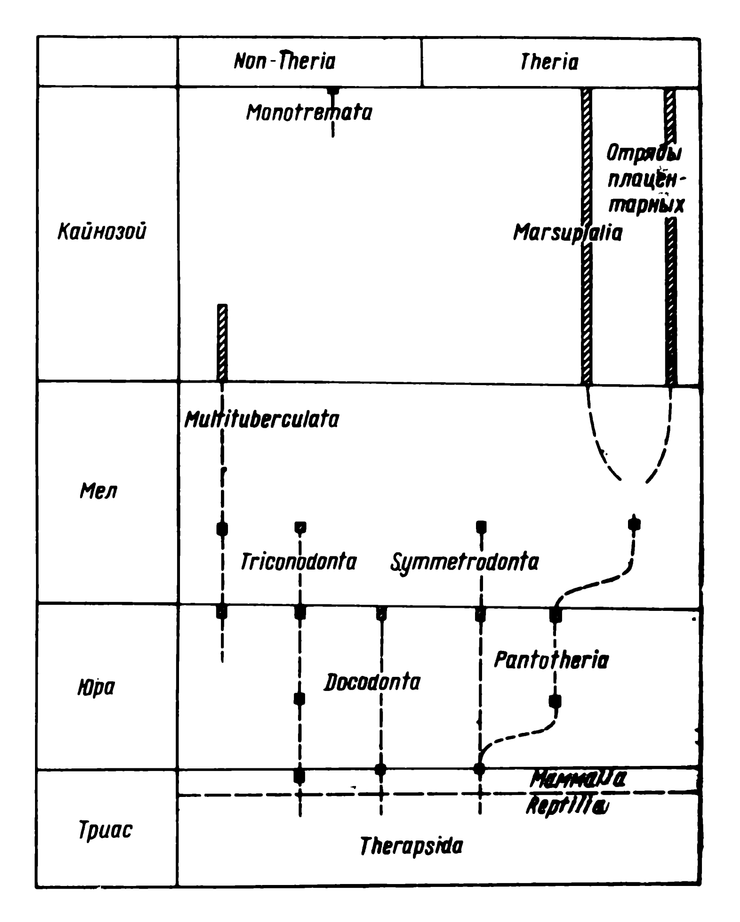


Рис. 16. Схема геохронологического распределения (жирными линиями) и филогенетических отношений (прерывистыми линиями) основных групп млекопитающих (по Паттерсону)

Мак-Кенна (1961) писал, что подкласс Allotheria, состоящий из единственного отряда Multituberculata, представляет весьма успешно развивавшуюся ветвь ранних млекопитающих или (в зависимости от того, что мы будем считать критерием для признания ископаемых тетрапод млекопитающими) терапсидных рептилий. Сам Мак-Кенна считает многобугорчатых млекопитающими.

Многобугорчатые были высокоспециализированными уже в самом начале их расшифрованной летописи в поздней юре (Паттерсон, 1956). Луи (1961), как и другие исследователи, считает многобугорчатых экологическими аналогами грызунов и полагает, что они вымерли в раннем эоцене, не выдержав конкуренции со стороны появившихся плацентарных грызунов. Ковальский (1966) писал о многобугорчатых, что по крайней мере некоторые из них

были древесными животными и что гибель их была вызвана появлением плацентарных отряда грызунов. Однако Л. Ван Вален и Р. Э. Слоан (1966) справедливо замечают, что многобугорчатые были в палеоцене и ранее обильной и разнообразной группой млекопитающих (в широком смысле). Большинство форм многобугорчатых мелового периода, по мнению этих авторов, состояло из «обитателей более широких ниш, чем их палеоценовые потомки» (там же, стр. 268). Эти авторы, а также Дж. А. Гопсон (1967) думают, что позже, в раннем палеогене, мультитуберкуляты были вытеснены быстро развивавшимися тогда примитивными плацентарными. Если это так, то едва ли можно отрицать некоторую роль многобугорчатых в элиминации динозавров.

В течение долгого времени от поздней юры до самых низов североамериканского эоцена аллотерии были распространены по всей Голарктической области. На южных метериках они не известны, что́, впрочем, может, по нашему мнению, зависеть от неполноты знаний о палеонтологической летописи этой группы. Раньше аллотерийный плечевой пояс, которому посвящена статья Мак-Кенна, был известен только по плохо сохранившемуся обломку скапулокоракоида дьядохтотериума из верхнемеловых отложений Монголии. В последнее время Палеонтологический музей Калифорнийского университета и Американский музей естественной истории собрали две обширные коллекции мелких верхнемеловых позвоночных из толщи Лэнс в США. Кроме того, в Музее Пибоди был обнаружен неописанный материал, собранный еще Маршем из толщи Лэнс. Тут преобладают остатки терийных млекопитающих, но имеются также и кости аллотериев. Из трех скапулокоракоидов два принадлежали особям с зубной системой аллотериевого типа.

Несмотря на скудость изученного материала ясно, что этот подкласс был некогда в состоянии расцвета. Отдельные формы достигали довольно больших размеров. Поскольку аллотерии, несомненно, пережили переходное время от мезозоя к кайнозою, встает вопрос, не могли ли они в определенной мере способствовать вымиранию некоторых рептилий, например, отдельных родов относительно мелких динозавров? На этот вопрос следует, по нашему мнению, ответить положительно. Он, безусловно, заслуживает дальнейшего глубокого палеобиологического изучения.

Сделаем некоторые выводы из всего сказанного в этой главе.

Лет двадцать назад существовали лишь отрывочные данные о млекопитающих мелового периода. Даже то, что было известно, не привлекало серьезного внимания большинства исследователей, интересовавшихся вопросом о причинах вымирания органических форм и их групп на границе мела и третичного периода. За последнее время положение существенно изменилось. Это отчасти связано с возможностью применения новых способов препаровки ископаемых остатков: тонны и десятки тонн пород подвергаются специ-

альной обработке, что позволяет извлекать из них даже редкие остатки хрупких скелетных образований и разрозненных зубов.

Пока трудно делать окончательные выводы, но уже теперь можно сказать, что коллекции ископаемых остатков млекопитающих из меловой системы быстро, даже бурно растут. При этом установлено, что уже в нижнем меле остатки млекопитающих метатерийно-эвтерийного уровня там, где производилось эффективное извлечение их из породы, составляют заметный процент всей маммалийной фауны, а не случайный элемент ее, как это могло казаться ранее.

В течение мелового периода, очевидно, возрастала доля млекопитающих метатерийно-эвтерийного уровня, а другие группы постепенно отходили на задний план. В верхнем меле, как это выяснилось совсем недавно, присутствуют бесспорные представители различных групп плацентарных: найденные формы могут быть отнесены не только к насекомоядным, как это предполагалось ранее, но и к кондиляртрам, хищным и даже приматам.

По имеющимся пока еще скудным данным, количество которых, несомненно, возрастет в самые ближайшие годы, поскольку, надо полагать, будут опубликованы результаты ведущихся теперь исследований, можно подозревать, что в раннем меле млекопитающие метатерийно-эвтерийного уровня были в общем много мельче представителей той же группы, живших в позднем меле.

При изучении причин вымирания динозавров и других мезозойских рептилий надо принимать во внимание развитие также и других более низко организованных групп млекопитающих, прежде всего, многобугорчатых, которые, так же как метатерии и эвтерии, продолжали существовать и эволюировать в раннем палеогене (палеоцене и раннем эоцене). Триконодонты, симметродонты и пантотерии, по-видимому, вымерли еще до позднего мела.

Те млекопитающие, остатки которых до сих пор найдены и определены из верхнего мела, были все же относительно мелкими формами. Вполне вероятно, что тогда существовали и крупные млекопитающие, но это еще не доказано бесспорными находками. Пока ничего не известно о морских млекопитающих позднемеловой эпохи, которые, очевидно, появились еще до ее конца.

Возникает вопрос, могли ли те формы, остатки которых найдены в слоях верхнего мела, играть существенную роль в вытеснении динозавров и прочих мезозойских форм рептилий? На этот вопрос следует дать положительный ответ.

Меловые млекопитающие, особенно же плацентарные, были организованы несравненно выше, чем динозавры, и не следует думать, что мелкие формы этих зверей не представляли никакой опасности для крупных динозавров (впрочем, существовали же и более мелкие динозавры). Известно, что мелкие зверьки нашего времени обнаруживают часто способность временами чрезвычайно сильно повышать численность своих популяций, и тогда они представляют

грозный бич природы. Грызуны в таких случаях истребляют чуть ли не всю растительность обширных территорий. Нет никаких оснований думать, что подобные «взрывы» популяций не могли происходить в позднемеловую эпоху. А в таком случае мелкие зверьки могли оставлять без корма крупных фитофагических рептилий.

Нельзя также ограничиваться ироническими замечаниями и насмешками, когда некоторые исследователи высказывают мысль о возможном массовом уничтожении мелкими млекопитающими яиц динозавров. Надо полагать, что до тех пор, пока эта опасность была невелика, т. е. на протяжении всей юры и части мела, динозавры не должны были вырабатывать приспособления к защите потомства, к охране кладок яиц от их пожирателей. Наконец, высшая нервная система динозавров была слишком примитивна для сколько-нибудь эффективной защиты яиц от мелких врагов. Мы можем, следовательно, сказать, что в начале быстрой экспансии меловых млекопитающих обязательно должен был быть отрезок времени, когда существовали условия, особенно благоприятные для оофагии. Это явление уже не могло повториться в таких масштабах на протяжении дальнейшей истории животного мира суши. Оофагия и истребление молоди, безусловно, весьма беспомощной против вновь появившихся врагов, были, по всей вероятности, крупными факторами вымирания динозавров.

Таким образом, первые явления экспансии млекопитающих представляют собой необычайный, исключительный и неповторимый момент в истории тетрапод. «Властелины» материков мелового периода — динозавры едва ли были в состоянии преследовать относительно быстро подвижных и поворотливых небольших животных. Крупные хищные динозавры не могли охотиться на юрких зверьков. Разве только мелкие динозавры могли преследовать этих млекопитающих, среди которых, по всей вероятности, было немало похитителей яиц. Фитофагические же динозавры, по-видимому, совсем не могли действовать против «воришек», которые безнаказанно истребляли их молодь и пожирали их яйца. Позже, надо полагать, не было случаев сосуществования в одной и той же экологической зоне доминантных групп животных с очень низко развитым головным мозгом, с одной стороны, и групп тетрапод с несравненно более высокоразвитой нервной системой — с другой.

Внимание исследователей нередко привлекал незначительный, иногда ничтожный объем головного мозга, в частности церебральных полушарий, у динозавров. Это может навести на мысль, что головной мозг претерпел регрессивную эволюцию в обоих отрядах этих наземных рептилий, особенно же у некоторых форм, где он так мал, что трудно представить себе, как он мог обслуживать функции огромного тела. Не касаясь здесь причин такого хода эволюции, подчеркнем лишь, что результаты ее усугубляли преимущества териев перед «исполинами меловой суши».

В новом издании своей «Палеонтологии» Ромер (1966, стр. 207) справедливо утверждает, что «как ни малы были древнейшие плацентарные, они тем не менее были наиболее эффективно построенными обитателями суши тех времен — более совершенными как по развитию головного мозга, так и по характеру онтогенеза, чем одновременно существовавшие сумчатые и многобугорчатые».

Эти признаки высокой организации плацентарных млекопитающих не могли, по нашему мнению, не отразиться на судьбах динозавров и других мезозойских рептилий.

В современной научной литературе высказывания, созвучные нашему пониманию причин вымирания наземных позвоночных на грани мезозоя и кайнозоя, встречаются редко. Между тем С. А. Северцов (1936) много лет назад писал, что вымирание мезозойских рептилий, так же как и мезозойских яйцекладущих млекопитающих, объясняется конкуренцией с сумчатыми и плацентарными, которые, расселяясь, вытесняли более примитивные группы. В недавно опубликованной статье Ван Валена и Слоана (1966, стр. 261) есть фраза, в которой говорится, что «эволюировавшие млекопитающие могли вызвать через конкуренцию вымирание гораздо более крупных динозавров, хотя возможны и другие объяснения».

В заключение заметим, что вымирание рептилий мезозойских типов могло в некоторой мере зависеть от эволюции пресмыкающихся более новых типов. Г. Р. Виланд (1925) давно высказал мысль, что мезозойские вараниды и змеи могли поедать молодь и яйца динозавров. Теперь хорошо известно, что змеи появились задолго до начала кайнозоя. Уже в раннем меле существовали змееобразные рептилии, вторично приспособившиеся к жизни в воде. Следовательно, безногие змееподобные рептилии, экологически близкие к змеям, а также настоящие змеи представляли собой широко распространенных и значительно диверсифицированных пресмыкающихся в меловом периоде. Ползая по почве лесов и других участков суши, змеи легко могли находить кладки яиц динозавров. Это тем более вероятно, что многие из древнейших змей вели, по-видимому, роющий образ жизни.

О ВЫМИРАНИИ ПТИЦ В ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

По тафономическим причинам геологическая летопись птиц, как мы уже отмечали, весьма отрывочна и несравненно менее полна, чем геологическая летопись млекопитающих или рептилий.

Здесь мы коснемся вопросов вымирания лишь нелетающих страусообразных птиц, тех, по-видимому, не связанных между собой групп, которые до сих пор часто объединяются под назва-

нием Ratitae. Их костные остатки, часто довольно крупные и массивные, сохраняются в общем гораздо лучше, чем кости летающих птиц.

К отряду Struthioniformes (Struthiones) относят настоящих страусов — род *Struthio* и близкие к нему формы. Кроме того, в этот отряд включают род *Eleutherornis* из среднего эоцена (лютета) Швейцарии, известный лишь по обломку таза. Полагают, что эта форма, описанная С. Шаубом в 1940 г., может быть анцестральной по отношению к настоящим страусам. Решительное суждение по этому вопросу, впредь до дальнейших находок ископаемых остатков, едва ли возможно. Впрочем, Н. И. Бурчак-Абрамович (1953) находит, что предки страусов с нормально развитыми крыльями должны были существовать «в начале третичного периода» (эоцен — начало олигоцена). По вопросу об экологических условиях, в которых живут и жили страусы, этот автор пишет: «Современные двупалые страусы — типичные обитатели континентальных полупустынных и пустынных областей. Их излюбленные биотопы — открытые пространства с ксерофитной растительностью. Реже страусы встречаются в степях типа саванн с более богатым травянистым покровом и одиночно разбросанными деревьями. Несомненно, тех же стаций придерживались и ископаемые страусы, в связи с чем нахождение остатков последних является очень хорошим показателем ландшафтно-географической, климатической и экологической обстановки, соответствующей их тогдашнему образу жизни» (там же, стр. 111).

Заметим, что автоматическое распространение экологической характеристики современного *Struthio camelus* L. на вымершие формы страусов представляется нам рискованным и чреватым ошибками. В ходе филогенеза изменялись не только черты строения животных, но и особенности образа их жизни. Кроме того, едва ли можно думать, что современный ареал страуса во всех отношениях соответствует его экологическим возможностям. Очень часто животные приспособлены не только к тому биотопу, в котором они живут ныне; они могут с успехом жить и в несколько иных географических и климатических условиях. Сам автор говорит, что нынешние страусы могут выдерживать в зимнее время довольно низкую температуру и что они не могут обитать в местностях с более или менее продолжительным снежным покровом лишь потому, что он затрудняет отыскивание пищи. Действительно ли для жизни страусов необходимы степные или полупустынные пространства? Если даже это так, то ведь не столь отдаленные предки страусов могли жить также в лесах. Живут же казуары (*Casuarius casuarius*), крупные нелетающие страусоподобные птицы Австралийской области, в густых тропических лесах, питаясь преимущественно плодами (Дементьев, 1940; Берлиоз, 1950). И можем ли мы быть уверены в том, что страусы всегда «любили»

жить в полупустынях и что полупустыни и пустыни не представляют собой «последнее убежище» страуса (Гринуэй, 1958, стр. 140)?

Между тем, Бурчак-Абрамович (1953) утверждает, что вымирание страусов на юге Украины и на Кавказе должно было произойти в связи с изменением физико-географических условий, в первую очередь, с увлажнением климата и изменением растительного покрова. Эти события особенно резко обозначились к началу четвертичного периода, который, по-видимому, и следует считать временем исчезновения страусов на Кавказе и Украине. В Закавказье страус мог бы легче задержаться и в четвертичном периоде, вплоть до исторических времен, но остатки его в четвертичных отложениях Закавказья пока не обнаружены. Однако страусы несомненно жили там еще в позднем плиоцене. Совсем недавно в акчагыльских слоях Квабеби (Восточная Грузия) был обнаружен synsacrum (сложный крестец) очень крупного страуса (любезное устное сообщение Н. И. Бурчака-Абрамовича и А. К. Векуа). В Китае, Монголии, Забайкалье и Иране страус дожил до исторического времени, что объясняется «постоянством климатических условий на всем протяжении плиоцена и четвертичного периода» (там же, стр. 111). Бурчак-Абрамович (там же, стр. 111, 112) сообщает, что «в местностях обитания ископаемых страусов по соседству со степными и пустынными пространствами располагались болота, озера, протекали реки». Это, по его словам, доказывается фактическими материалами. Так, в гребеницкой гиппарионовой фауне вместе со страусами (короткопалым страусом и палеостраусом) найдены микростониксы — свиньи, обитавшие в заболоченных участках. Те же свиньи обнаружены вместе со *Struthio novorossicus* (из гиппарионовой мэотической фауны с. Ново-Елизаветовки Одесской области) и марагинским страусом (из гиппарионовой фауны окрестностей г. Мараги в Иране). Вместе со скорлупой азербайджанского страуса (низы апшеронского яруса близ с. Самух) найдены кости крупного бобра, неразрывно связанного с пресноводными бассейнами и прибрежной древесной растительностью, представленной преимущественно мягколиственными породами (Бурчак-Абрамович, 1953). Во многих случаях остатки страусов встречаются совместно с остатками оленей, обычно тоже связанных с лесными массивами, прибрежными зарослями и галерейными полосами лесов по долинам рек. Тем не менее, Бурчак-Абрамович (там же, стр. 112) говорит о «характерных для ископаемого страуса **биоценозах пустыни, степи и саванны**» (подчеркнуто нами.—*Л. Д.*). Он ссылается при этом на тот факт, что «и в настоящее время в экваториальной Африке, где **еще водятся страусы**, встречается близкое соприкосновение разнообразных стаций». Здесь, конечно, возникает вопрос, не происходят ли различные элементы одного и того же ориктоценоза из разных стаций. Ведь ископаемые остатки часто оказываются принесенными на место своего захоронения

из разных точек после длительной транспортировки. Однако Бурчак-Абрамович дает по этому поводу вполне определенное разъяснение. «В основном же,— говорит он (там же, стр. 112),— фауна, сопровождающая находки ископаемых страусов, является естественным биоценозом, характерным то для континентальных полупустынь, то для степей типа саванн».

Нам кажется, что в своем историческом развитии филогенетическое древо страусов должно представлять картину довольно сложного экогенеза. Нельзя думать, что все страусы были приспособлены к одним и тем же экологическим условиям. Те довольно многочисленные отмечаемые Бурчаком-Абрамовичем факты, когда ископаемые страусы встречаются совместно с животными, которых никак нельзя считать обитателями сухих безводных полупустынь и пустынь, могут иметь не ту причину, которую указывает этот исследователь. Они, быть может, допускают несколько иное толкование. Не исключена возможность того, что различные страусы прошлых времен были приспособлены не к одним и тем же условиям существования и значительно различались по своим экологическим особенностям. И те биотопы, в которых, как в последнем прибежище, современные страусы спасаются от своих врагов, включая самого грозного — человека, едва ли могут служить показателями условий, в которых жили различные ископаемые страусы. Мы не отрицаем известного экологического сходства между разными формами одной и той же группы, сходства, которое определяется их исконными морфологическими и физиологическими чертами, но вполне возможно, что нынешний образ жизни представителей семейства, расцвет которого относится к довольно отдаленному прошлому, столь же мало соответствует образу жизни вымерших форм страусов, как образ жизни загнанных в нынешние ареалы слонов и носорогов — образу жизни вымерших плиоценовых и плейстоценовых родичей этих крупных млекопитающих.

В геологическом смысле еще недавно, в плейстоцене и позднем плиоцене, страусы рода *Struthio* имели широкое распространение на огромной территории Евразии. Целые яйца страуса были найдены на участках развития вечной мерзлоты в Селенгинской Даурии (Иванов, 1960). Но и вне зоны вечной мерзлоты в Китае было зарегистрировано 31 местонахождение с 71 экземпляром целых яиц (Ян Чжун-цзян, Сун Мэн-линь, 1959). Л. Н. Иваньев (1964) указывает много точек находок скорлупы яиц страусов в Западном Забайкалье. Страусы нынеживущего вида *Struthio camelus* указывались в субфоссильном состоянии в Северной Африке, Монголии, Китае и других странах (Бурчак-Абрамович, 1953). Судя по скорлупе, ее величине и толщине, некоторые страусы, обитавшие в Восточной Азии в далеко не тропических или субтропических условиях в позднем плиоцене и плейстоцене, достигали бо́льшего роста, чем современные страусы, а это отнюдь не указывает

на то, что они были в состоянии «угнетения» вследствие достаточно сурового климата.

Все эти факты заставляют нас думать, что основным фактором постепенного сокращения ареала распространения страуса в позднем плейстоцене и позже нельзя считать ни похолодание, ни «увлажнение климата». Заметим попутно, что среди биологов, палеобиологов и геологов очень широко распространено мнение (которое можно даже назвать господствующим в новейшей научной литературе), будто бы за тот же промежуток геологического времени (плиоцен и антропоген) происходило изменение климата не в сторону «увлажнения», как это требуется для упрощенного толкования поведения и исчезновения популяций страусов вне пределов их нынешнего ареала, а наоборот, в сторону сухости. Этим последним изменением многие ученые у нас и за рубежом (например, Аксельрод, 1960) объясняют поступательное распространение растений, довольствующихся относительно низкой влажностью. Итак, за один и тот же промежуток геологического времени климат одной и той же территории должен был изменяться в сторону «увлажнения» для объяснения вымирания страусов и в сторону «усыхания» для объяснения распространения мезофитов и ксерофитов. Нам кажется, что оба толкования страдают одним и тем же общим недостатком — игнорированием некоторых общих законов исторического развития жизни на Земле.

Причины вымирания страусов надо искать, прежде всего, в неблагоприятных для них изменениях живой среды, в появлении и распространении хищников, совершенствовавшихся в преследовании быстро бегающих нелетающих птиц и, вероятно, в неменьшей степени, в приумножении конкурентов из числа травоядных животных. Наконец, появляется самый опасный враг — человек, который с невероятной быстротой завершает дело, начатое врагами и конкурентами из животного мира.

В современной фауне насчитывается довольно много страусообразных бегающих птиц, все еще более или менее условно объединяемых под названием ратит. Сюда относятся Rheidae Южной Америки, Casuaridae Австралийской области и Apterygidae Новой Зеландии. Однако, с точки зрения рассматриваемой нами проблемы, наибольший интерес представляют две вымершие группы: эпиорнисы, или Aepyorniformes, Мадагаскара и динорнисы, или Dinornithiformes, Новой Зеландии.

Эпиорнисы — нелетающие птицы, достигавшие в высоту до 3 *м* (*Aepyornis maximus*), с сильно редуцированными крыльями и массивными трехпалыми ногами. Четыре вида *Aepyornis* были описаны по фрагментарным остаткам из плейстоценовых и голоценовых отложений Мадагаскара. Род *Mullerornis* представлен тремя видами относительно умеренной величины (148—165 *см*), остатки которых найдены тоже в плейстоцене и голоцене Мадагаскара.

Емкость яйца эпиорниса могла достигать десятка литров (Пивто, 1955). Эпиорнисы вымерли, без сомнения, очень недавно. На их костях довольно часто обнаруживаются следы режущих орудий. Кроме того, встречаются обожженные кости. Эти птицы, несомненно, были современниками человека на Мадагаскаре (Пивто, 1955).

К отряду динорнисов обычно относят и более древних птиц, обитавших на материке Африки. В нижнем олигоцене Файума в Египте был найден фрагмент цевки, по которому описан вид *Stromeria fayumensis.* Из того же местонахождения был описан по фрагменту голени *Eremozepus*, который, быть может, принадлежит к предку эпиорнитид. Открытие в эоцене Южного Алжира скорлупы очень крупного яйца, по которому был установлен род *Psammornis*, навело некоторых палеонтологов на мысль, что в начале третичного периода эпиорнитиды населяли Африканский материк. По Пивто (1955), появление в Африке хищных млекопитающих привело эпиорнитид к вымиранию. Эта мысль, по нашему мнению, очень близка к истине. Пивто думает, что эпиорнитиды нашли убежище в условиях островной изоляции на Мадагаскаре. Это предположение представляется нам, по меньшей мере, очень правдоподобным: на Мадагаскаре не было хищников, опасных для крупных птиц, и эти бегающие птицы могли там благоденствовать до прихода человека. Поселившиеся на Мадагаскаре люди могли очень быстро истребить этих птиц, нередко достигавших колоссальных размеров. Эволюировавшие в условиях отсутствия опасных хищников, эпиорнисы не приобрели пугливости и потому очень скоро подверглись истреблению человеком еще до колонизации острова европейцами. Впрочем, имеется сообщение, относящееся к середине 17 века (1658 г.), о том, что на Мадагаскаре живет крупная птица, кладущая такие большие яйца, как страус (Пивто, 1955).

Итак, имеющиеся в распоряжении палеобиологов материалы говорят в пользу предположения, что эпиорнисы были вытеснены с материка Африки еще около середины третичного периода, выжили на Мадагаскаре, где некоторые из них достигли огромных размеров, до плейстоцена и были там быстро уничтожены людьми.

Наше внимание должна привлечь к себе третья группа нелетающих бегающих птиц — отряд Dinornithiformes — динорнисов, или моа, объединяющий большое число форм, многочисленные ископаемые остатки которых собраны из антропогена и, может быть, плиоцена Новой Зеландии. Эти птицы были в общем несколько сходны по наружному виду со страусами. Они представляют собой пример крайней редукции скелета крыльев, иногда доходившей до полного исчезновения плечевой кости. В настоящее время обычно принимается следующая их классификация, разработанная У. Р. Б. Оливером (1949; Крепе, 1963):

Отряд Dinornithiformes
  Семейство Anomalopterygidae
    Подсемейство Emeinae
      Роды *Pachyornis*, *Emeus*, *Euryapteryx* и *Zelornis*
    Подсемейство Anomalopteryginae
      Роды *Anomalopteryx*, *Megalopteryx*
  Семейство Dinornithidae
      Род *Dinornis*

Моа были крупными птицами, а некоторые — подлинными гигантами пернатого царства. Отдельные представители рода *Dinornis* достигали в высоту, по-видимому, не менее 3 *м*. Общее представление о размерах и облике этих птиц дает рис. 17, где для сравнения изображен человек среднего роста. Изображение скелета крупнейшего вида *Dinornis maximus* дано на рис. 18.

Моа вымерли сравнительно недавно. На это указывает самая степень сохранности остатков этих птиц в некоторых пещерах. Дважды были найдены высохшие головы *Megalopteryx didinus* с сохранившимися глазами, гортанью (larinx), трахеей, мускулами и кожей. В других случаях сохранялись кости ног с мускулами, кожей и перьями (Оливер, 1949). Оливер высказал мнение, что, судя по состоянию сохранности этих остатков, последние моа могли существовать еще лет двести назад. Лесные моа рода *Megalopteryx*, по мнению О. Креше (1963), продолжали существовать в 18 в. Он даже надеется, что где-нибудь в отдаленных горных лесах еще скрывается несколько живых моа. О громадных количествах ископаемых костей моа можно судить уже по тому, что кости эти добывались европейцами и доставлялись водным путем и железной дорогой на специальную мельницу для изготовления удобрений (Камберленд, 1962). Некоторые формы вымерли гораздо раньше, но тоже не очень давно; например, *Euryapteryx pravis*, а также один из крупнейших моа *Dinornis torosus* в южной части Южного острова Новой Зеландии дожили, вероятно, до 1670 г. (Камберленд, 1962). Другие формы вымерли, по-видимому, раньше в различные столетия нашей эры. Такие даты устанавливались по радиоуглеродному способу определения абсолютного возраста (Креше, 1963).

Оливер (1949) полагает, что окончательное обособление Новозеландской суши произошло в течение эоцена или несколько ранее, и с этого времени оказавшиеся на этом участке предки моа эволюировали совершенно самостоятельно, не смешиваясь с птицами из других областей. Известно не менее 27 видов моа. В процессе филогенеза в различных линиях развития происходило возрастание общей величины и некоторые другие параллельные изменения. Оливер подчеркивает постепенность переходов между видами. Этот автор различает не менее семи отдельных ветвей в филогенетическом древе новозеландских моа.

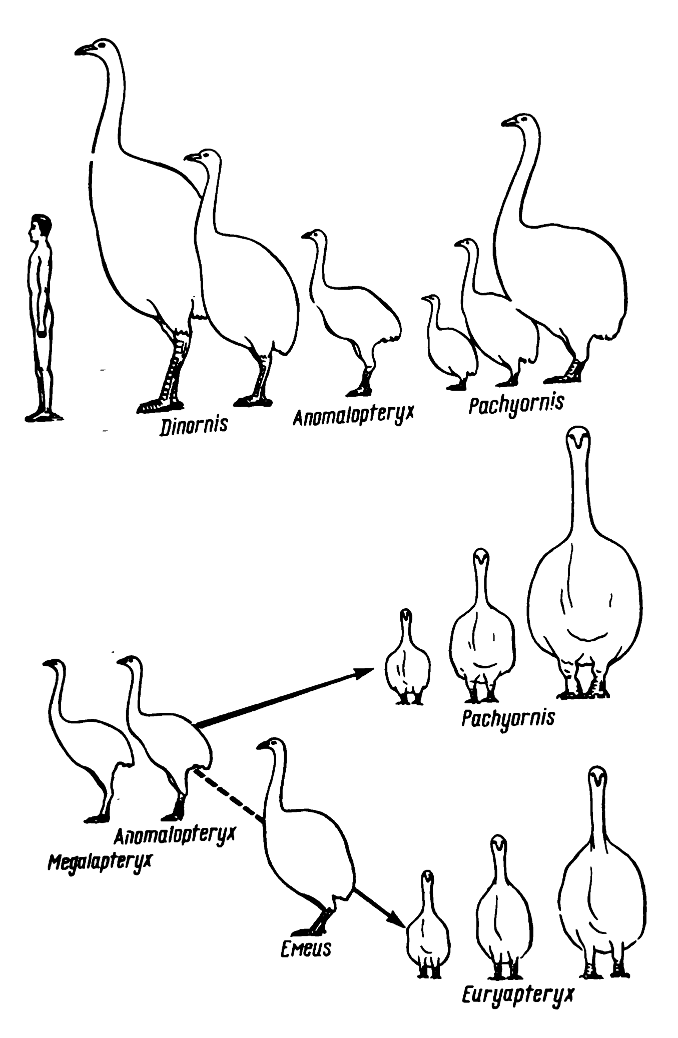


Рис. 17. Контурные изображения различных дoff норнитид для сопоставления их с величиной взрослого человека (по Арчи)

Обращаяь к рассмотрению вымирания моа и его причин, мы должны, прежде всего, отметить, что самый факт чрезвычайно быстрой эволюции динорнитиформ, характеризуемый определенной, хотя и не очень широкой адаптивной радиацией (одни формы были приспособлены, как мы увидим, к открытым пространствам с травянистой растительностью, а другие к лесным биотопам; одни жили на низменных участках, другие на более или менее возвышенных), увеличением тела и некоторыми другими параллельными изменениями, имеет большое значение для подхода к изучению вымирания. В самом деле, столь быстрое дивергентное развитие моа при огромной численности, по крайней мере, некоторых популяций, на что указывают едва ли не самые обильные в мире накопления ис-

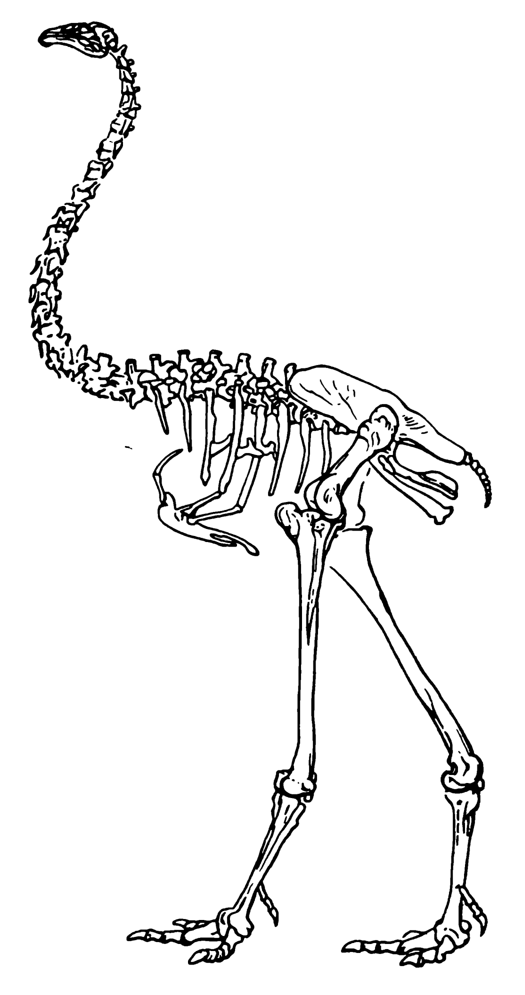


Рис. 18. Скелет *Dinornis maximus* (по Суинтону)

копаемых птичьих костей, несомненно свидетельствует о необычайном расцвете динорнитиформ, возможном только при отсутствии сколько-нибудь опасных врагов, особенно плацентарных хищников. Если отсутствие конкурентов и пожирателей из числа высших гомеотермных животных было условием для расцвета моа, то вполне естественно, что появление таких форм после довольно односторонней быстрой эволюции этих птиц (головной мозг у моа при довольно маленькой мозговой коробке был, очевидно, низко развит) должно было вызвать их вымирание. Мы ничего не знаем о доплиоценовых третичных представителях динорнитиформ Новой Зеландии — о них геологическая летопись безмолвствует. Но появившиеся на островах Новой Зеландии люди — полинезийцы и маори — были современниками некоторых моа, а потому участие человека в истреблении моа представляется a priori вероятным.

Между тем некоторые исследователи в поисках причин вымирания динорнитиформ пошли по совершенно иным путям. Этих ученых заинтересовала возможность применения ортогенетических теорий к решению данной проблемы. Их не удовлетворяет позиция Г. Арчи (1941), который, отвергая идею предопределенного хода эволюции в силу автоматически действующих внутренних причин, думал, что эволюция моа зависела от обилия пищи в условиях изоляции от хищных животных. Оливер (1949) говорил о том, что по крайней мере некоторые виды до своего окончательного исчезновения приходят к «старости». Они все более и более увеличивают размеры своего тела и приобретают гротескные признаки. Признаки, развившиеся за пределы целесообразности, становились источником слабости и в конце концов вели группу к вымиранию. В этом явлении Оливер усматривал причину вымирания динозавров в конце мезозоя, а также исчезновения различных отрядов млекопитающих в течение третичного периода, например слонов и носорогов; эти животные, видимо, ушли слишком далеко в своей эволюции и поэтому оказались под угрозой вымирания. Моа, по мнению Оливера, представляют полную аналогию чудовищным пресмыкающимся и млекопитающим прошлых времен. В ходе эволюции их тенденция к возрастанию величины тела довела их до того, что огромное тело оказалось для них тяжким бременем не только из-за возросшей потребности в пище, но и вследствие сокращения способности к передвижению. Так неизменный ход развития привел, по Оливеру, этих птиц к состоянию, при котором они должны были погибнуть при изменении среды. Мы видим, что Оливер в довольно, правда, осторожных выражениях придерживается той концепции старения и смерти видов, которая до сих пор имеет довольно широкое распространение среди палеонтологов.

В своей интересной книжке «Страусы моа» Креше (1963) подробно развивает идею ортогенеза и вымирания вследствие сверхспециализации, прибегая к пространным цитатам из Бойрлена, в которых говорится о нефункционирующих «органах роскоши», неправильном строении бивней у вымирающих мамонтов и т. д., в духе броккистских воззрений этого крупного германского палеонтолога. Креше утверждает, что все эти соображения можно перенести на гигантские формы динорнитиформ. Впрочем, по признанию этого автора, «всем таким соображениям и выводам, к сожалению, присущ тот недостаток, что они не могут быть окончательно доказаны, поскольку здесь речь идет об организмах вымерших» (там же, стр. 55). Автор огорчен тем, что моа вымерли; если бы они жили, на них можно было бы проверить правильность только что изложенных соображений. Это, по Креше, тем более достойно сожаления, что ведь моа вымерли совсем недавно, «на глазах у человека и с его помощью». Нам, однако, положение представляется не столь тяжелым для эволюционного учения: живые моа были бы, безуслов-

но, ценным предметом для научных исследований, но броккистские рассуждения Бойрлена не нуждаются в специальном опровержении на данном орнитологическом материале. Оказывая явное предпочтение броккистскому объяснению вымирания моа, Креше (там же, стр. 134) выдвигает следующую гипотезу: «*Euryapteryx*, в противоположность *Emeus*, *Dinornis* и *Pachyornis*, еще не был «старческой органической формой» или, во всяком случае, не был столь резко выраженной старческой формой. Когда вымерли его конкуренты, телесно более сильные, пахиорнис получил в свое распоряжение больше пищи и пространства для гнездования». Когда пришел человек, то он застал лишь малочисленные остатки вымерших родов и в то же время многочисленные популяции эвриаптериксов. Хотя впоследствии он уничтожил всех моа и потому, как признает сам Креше (там же, стр. 135), «был действительным виновником гибели этой группы птиц», все-таки «окончательное исчезновение названных трех родов (эмеусов, динорнисов и пахиорнисов.—*Л. Д.*) путем естественного вымирания было, безусловно, лишь вопросом сравнительно короткого времени». Сам Креше, как и все другие авторы, писавшие о вымирании моа, признает участие человека в истреблении этих птиц. Однако этот ученый склонен думать, что основная причина вымирания заключалась в израсходовании филогенетическими ветвями их «эволютивной энергии» в соответствии с воззрениями, которые по меньшей мере до 1949 г. высказывал Бойрлен.

Предлагалось еще одно объяснение вымирания моа. Мы имеем в виду попытки толковать это явление как результат изменений климата, повлиявших на ландшафтную обстановку новозеландской суши. Когда предполагали, что большинство видов этой группы птиц вымерло еще до прихода человека, часто высказывалась мысль, что изменение климата в сторону увлажнения, связанное с экспансией лесной растительности за счет травянистых пространств, уменьшало площадь приемлемой для моа обстановки и вело к сокращению численности популяций, а в конечном счете к вымиранию видов. Все это мыслилось происходившим в «естественном порядке», без участия человека. Это объяснение, как мы видим, очень близко к гипотезе вымирания настоящих страусов вследствие «увлажнения климата». Факты показывают неправильность такого толкования причин вымирания моа.

Во-первых, как мы уже заметили, в процессе своей эволюции моа испытали значительную экогенетическую экспансию, связанную с адаптивной радиацией. Доплиоценовая эволюция моа покрыта мраком неизвестности. Возможно, что исследователи откроют материалы, изучение которых бросит свет на ход развития и вымирания видов моа до плиоцена, но пока мы можем строить только более или менее вероятные догадки в соответствии с общими принципами дарвинистского эволюционного учения. Однако исследователи признают наличие результатов экогенетической экспансии внутри

рассматриваемой группы. Ссылаясь на Оливера и других специалистов, Креше (1963) принимает, что мегалаптериксы и аномалоптериксы жили в лесах горных местностей. Именно благодаря этому они и пережили своих родичей, обитавших на покрытых злаками открытых пространствах, легче доступных человеку. Динорнис, а также некоторые другие моа, преимущественно из наиболее крупных, обитали на открытых пространствах с травянистым растительным покровом (Камберленд, 1962).

Во-вторых, едва ли допустимо спешить с постулированием резкого изменения климата и экспансией лесов для объяснения одной довольно узко ограниченной категории фактов. Вспомним еще раз, что для толкования других, противоположных, изменений состава биоса суши многие биологи утверждают как раз обратное — они развивают идею поступательного «усыхания» или ксерофитизации в неогене и антропогене для разных участков Европы, Азии и Америки. Если бы мы свели все эти высказывания воедино, то получилась бы картина общего «усыхания» земного шара. Этот вывод нельзя признать достаточно обоснованным; но еще менее оправданным надо считать скороспелое заключение о быстром «увлажнении» и сверхскоростной экспансии леса на Новой Зеландии в плиоцене и антропогене.

Объяснение вымирания моа внезапными изменениями климата и растительности Новой Зеландии совершенно отпадает.

Поскольку процесс вымирания совершался на протяжении недавних времен, когда острова Новой Зеландии были уже заселены людьми, сначала полинезийцами, затем маори, и продолжался тогда, когда там появились европейцы, представляется вполне естественным рассмотреть вопрос о роли человека в угасании моа.

Люди, поселившиеся на острове, застали тут стада непуганых крупных птиц и много более мелких. Поскольку этих птиц было там великое множество и они заметно различались по величине, люди, естественно, преследовали в первую очередь самых крупных моа, тем более что они обитали на более доступных местах: не в горах, а на открытых низменных пространствах, где они питались преимущественно злаками. До человека у моа не было опасных врагов, эти птицы эволюировали в условиях редкого благоденствия. Вполне понятно поэтому, что эти птицы встретили человека, как выражается Креше (1963, стр. 108), «совершенно доверчиво». Это подтверждается и тем, что среди орудий охотников на моа археологи нигде не встретили остатков метательного оружия; человек и не нуждался в таком оружии во время охоты на этих птиц. К этому следует добавить, что чрезвычайно ускоренная эволюция моа в условиях обилия пищи и отсутствия как врагов, так и конкурентов (за исключением других видов моа), вела к довольно диспропорциональному развитию различных систем органов. В частности, развитие этологических особенностей этих птиц не должно

было быть сопряжено со значительным усложнением и совершенствованием высшей нервной деятельности. Этим, очевидно, и объясняется исключительно малая величина мозговой коробки и черепа вообще, за исключением клюва. Судя по имеющимся сведениям (Пивто, 1955, стр. 815), мозг у моа был примитивный. Он имел относительно слабо развитые полушария головного мозга, не перекрывавшие мозжечка. Важно также, что охотники за моа не знали земледелия; их поддерживали только охота на моа и рыболовство. Все это делает вполне понятным, что доевропейские обитатели Новой Зеландии должны были исключительно скоро истреблять моа, сначала равнинных, самых крупных птиц, а затем и горных, лесных, менее крупных. Так оно произошло и на самом деле. Камберленд (1962) подчеркивает, что обитатели Новой Зеландии, очевидно, прибегали к пожарам как к средству охоты на моа. Однако он же отмечает, что охотники на моа могли обходиться и без этого способа, связанного с уничтожением не только птиц, но и гнезд, особенно в сезон гнездования. Весьма примечательно, что последовательно сменяющие друг друга культурные слои показывают убывание указаний на моа с течением времени: постепенно, один за другим, исчезали виды и постепенно же сокращалась численность популяций. Более подвижные виды отступали в глубь страны и, если это оказывалось, конечно, для них возможным, уходили в прохладные возвышенные межгорные впадины. Охотники были вынуждены следовать за ними или, во всяком случае, по уничтожении равнинных моа заниматься преследованием птиц, обитавших в горных лесах. Если, как указывает Камберленд, до конца 17 в. на южной окраине Южного о-ва сохранились не только популяции *Euryapteryx gravis*, на которых преимущественно охотились обитатели Южного о-ва Новой Зеландии, но и одни из крупнейших моа, *Dinornis torosus*, то и это обстоятельство говорит в пользу того, что все известные моа, и более крупные, и более мелкие, были окончательно истреблены человеком.

Таким образом, все доступные нам факты недвусмысленно указывают на то, что моа в Новой Зеландии погибли не вследствие климатических изменений или других событий в абиотической среде (например, вулканических извержений, которые могли оказать заметное влияние лишь на отдельные узко локальные популяции), а в результате деятельности людей.

Итак, геологическая летопись птиц исключительно фрагментарна и скудна. Поэтому для рассмотрения явлений вымирания видов среди ископаемых форм этого класса мы выбрали одну группу — птиц бегающих, которых часто объединяют под названием ратит, хотя эта группа едва ли может считаться таксоном естественной классификации. Это обширная группа, и ее история от древнейших времен до современности изучена в целом лучше, чем какой-либо равноценной группы птиц.

Сокращение ареалов страусовых птиц в плиоцене нельзя объяснять соответствующими изменениями климата и ландшафтных обстановок. Постулировать существенное и резкое изменение климата в плиоцене, задолго до оледенения, на основании изучения весьма ограниченного ископаемого материала очень опрометчиво. Тем более рискованно такое заключение относительно того отрезка геологического времени, который многие палеонтологи, прежде всего палеоботаники, а также необиологи, особенно ботаники, считают временем «усыхания», ксерофитизации. Вымирание страусов в плиоцене зависело в первую очередь от биотических факторов, среди которых видное место занимала продолжавшаяся экспансия различных млекопитающих, особенно же хищных, которые преследовали страусов, и фитофагических форм, приспособленных к наземной жизни в общем лучше любых бегающих птиц. Позже, начиная с плейстоцена, опаснейшим преследователем страусов становился человек.

Другая крупная группа наземных бегающих птиц — эпиорнитиформы — первоначально имела, видимо, довольно широкое распространение: остатки этих птиц, правда, весьма скудные, встречаются в Северной Африке в нижнем олигоцене, а может быть, и в эоцене. Позже они были вытеснены оттуда претерпевавшими широкую экогенетическую экспансию млекопитающими. На Мадагаскаре, где не было опасных для них хищников, эпиорнитиформы успешно эволюировали до прихода человека, который, однако, мог очень быстро истребить этих непуганых наземных птиц.

В основном аналогично разворачивались события на островах Новой Зеландии, куда попали в какой-то пока не установленный геологический момент предки знаменитых бегающих птиц моа. Они претерпевали там пышное эволюционное развитие, овладев местообитаниями различных типов. Крупнейшие формы жили преимущественно на открытых пространствах с травянистой растительностью, а некоторые из менее крупных предпочитали, быть может, лесную обстановку. Одним из существенных условий расцвета моа было полное отсутствие хищных млекопитающих и опасных конкурентов. Этим можно объяснить быстрое развитие видов и достижение некоторыми из них очень крупных размеров. Пришедший в Новую Зеландию человек сразу же занялся интенсивным истреблением моа, что оказалось очень легким делом; люди скоро перебили всех этих беззащитных птиц.

У бегающих птиц, эволюировавших в условиях отсутствия сильных врагов и конкурентов, не могли выработаться приспособления к защите и соответствующие формы поведения. Развитие высшей нервной деятельности у них неизбежно должно было отставать от развития других систем органов; это, несомненно, способствовало быстрейшему истреблению таких птиц, как только у них появлялись более совершенные, особенно хищные, соседи.

РАЗДЕЛ ШЕСТОЙ

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ В ИСТОРИИ МИРА РАСТЕНИЙ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Вымирание в истории растительного мира подчиняется общим законам развития и исчезновения органических форм. Однако, с одной стороны, восходящая эволюция мира растений обнаруживает свои специфические особенности. Надо помнить, что органический прогресс у растений приводит к результатам, в некоторой степени не сходным, а отчасти даже противоположным тому, что наблюдается в истории животного мира: у высших животных совершенствуются механизмы передвижения, управляемые нервной системой, а у высших растений господствует неподвижное прикрепление к субстрату (см., например, Толмачев, 1951; Давиташвили, 1956). А с эволюционным прогрессом тесно связано выживание и вымирание органических форм. С другой стороны, теоретические вопросы развития мира растений долгое время разрабатывались несколько обособленно от вопросов эволюции мира животных. Поэтому в области ботаники и палеоботаники складывались более или менее независимо от остальных отраслей биологической науки особые толкования законов развития и гибели таксонов, свои традиции, которые хранились и развивались специалистами по изучению истории мира растений.

В этом разделе мы постараемся сделать краткий обзор явлений вымирания форм и групп форм растений, а также разобрать укоренившиеся в палеоботанике и ботанике традиционные объяснения процессов вымирания и представления о причинах этого явления.

ОБЗОР ЯВЛЕНИЙ СМЕНЫ ВАЖНЕЙШИХ ТАКСОНОВ РАСТЕНИЙ ОТ РАННЕГО ПАЛЕОЗОЯ ДО НАШЕЙ ЭПОХИ

Наше внимание не может не привлечь весьма интересная группа, которая в «Основах палеонтологии» фигурирует как семейство Prototaxitaceae (Ананьев, Маслов, 1963). В этом семействе неопределенного систематического положения указывается единственный род *Prototaxites*, с довольно многочисленными синонимами, из которых широко известны такие родовые названия, как *Nematophycus* и *Nematophyton*. Остатки этих растений указывались из силура и девона, расцвет их — в нижнем и среднем девоне. Это настолько своеобразные формы, что едва ли они не заслуживают выделения в крупный таксон выше семейства. Иногда эту группу считали особым типом, и такой ранг приписывается ей в нашем «Курсе палеонтологии» (1949). Прототакситес, или нематофитон, встречается в виде фрагментов стволообразных структур, диаметр поперечного сечения которых может достигать 1 *м*. Эти структуры состоят из

рыхло переплетающихся трубочек, образующих войлоковидную массу. Иногда структуры образованы трубочками двух размеров. Это очень древние наземные растения,еще не обладавшие настоящими тканями и по общему характеру сходные со слоевцовыми. Иногда их относят к сосудистым растениям, что, как видно из предыдущего, представляется необоснованным. Л. Анберже (1960, стр. 127) описывает эти ископаемые формы под заголовком «Различные растения, принадлежность которых к сосудистым сомнительна,— прототакситовые (нематофитовые)». Автор отмечает, что эти древние растения «почти наверняка принадлежат к водорослям», но тут же в скобках добавляет: «всегда ли?» Мы не можем заниматься таксономическими вопросами; однако, по-видимому, тут перед нами группа вымерших растений, которые трудно признать сосудистыми, но которые в то же время сильно отличаются от всех нынеживущих слоевцовых. Это были низко организованные обитатели суши. Появление более высоко организованных наземных растений и их широкое распространение привели к вымиранию прототакситов; такие низко организованные наземные растения, лишенные настоящих тканей и по существу близкие к водорослям, могли существовать лишь тогда, когда в той же экологической зоне еще не было растений, которые могли представлять для них серьезную угрозу конкуренции. После среднего девона существование прототакситов стало невозможным из-за экспансии со стороны более высоко организованных наземных растений.

По А. Р. Ананьеву (1963), тип псилофитовых — древнейшая на Земле группа сосудистых растений, лишенная еще настоящих корней и листьев и содержащая в своем составе очень близкие к водорослям формы (райниевые, зостерофилловые и др.),— существовал уже в силуре одновременно с древнейшими лепидофитами (Baragwanatiales), а позднее, в раннем девоне, в эпоху своего наивысшего расцвета, в сообществе с древними лепидофитами, прапапоротниками и некоторыми другими растениями. В среднем девоне псилофиты уступили место протоартикулятам (Hyeniales), прапапоротникам и протолепидофитам. Вопрос о времени полного вымирания псилофитов еще не решен окончательно, но факты показывают, что подавляющее большинство форм псилофитов в верхний девон не переходит. «Последний этап еще заметного существования их в истории Земли,— по словам Ананьева (1963, стр. 322),— закончился в конце среднего девона». Следовательно, история псилофитов не дает картины внезапного исчезновения всей группы в целом. И, конечно, нельзя усмотреть в их истории резкого разрыва, вроде тех флористических «сечений», которых ищут катастрофисты.

Древовидные плауновые порядка Lepidodendrales принадлежат к числу характернейших растений каменноугольного периода. Их происхождение и отношения к другим плауновым не может быть предметом обсуждения в этой книге. «Основное семейство

этого порядка, Lepidodendraceae, с достоверностью известно только с низов нижнего карбона, хотя филогенетические корни его прослеживаются гораздо глубже. Достигая максимального расцвета в среднем карбоне (вестфальский ярус), основной род семейства *Lepidodendron* окончательно вымирает в позднем карбоне — нижней перми» (Борсук, 1963, стр. 427). Род *Lepidophoios* известен в карбоне; другие роды, в большинстве менее изученные, представлены, по имеющимся данным, в карбоне и отчасти в перми. Семейство Bothrodendraceae с родом *Bothrodendron* известно от верхнего девона до среднего карбона.

Семейство Sigillariaceae появляется, насколько известно, несколько позже: в конце раннего — в начале среднего карбона. Расцвет и обильное видообразование в нем приурочены к среднему карбону. М. О. Борсук утверждает (там же, стр. 427), что «к концу позднего карбона — началу перми с изменением климата в сторону ксерофитизации представители семейства вымирают». Оставляем на совести автора решение о «ксерофитизации климата» (кстати, это выражение подразумевает, что климат мыслится как некое растение). Но этот вывод Борсук заслуживает особого рассмотрения. Нужно отметить, что вымирание этого чрезвычайно характерного семейства, судя по палеоботаническим данным, происходит не на границе между карбоном и пермью; оно представляется растянутым между верхами нижнего карбона и низами верхней перми.

Малоизученное семейство Praelepidodendraceae известно пока лишь в нижнем карбоне.

Lepidodendrales, возможно, связаны с девонским *Protolepidodendron* (Борсук, 1963).

Таким образом, имеющиеся данные говорят в пользу постепенного развития древовидных язычковых лепидофитов с расцветом большинства линий в среднем карбоне. Здесь надо помнить, что характер сохранности материала вынуждает исследователей удерживать в систематике формальные таксономические единицы, зависящие от степени разрушения остатков растений перед их захоронением и, кроме того, еще искусственные таксоны для репродуктивных частей. Далее, не надо забывать, что объем таксонов (в частности, родов) древних растений понимается обычно шире, чем объем таксонов высших животных. Тем не менее все то, что установлено палеоботаниками, изучавшими древовидные плауновые палеозоя, делает совершенно немыслимым использование этих данных для признания «флористических разрывов», подобных тем «фаунистическим разрывам», которые некоторые палеозоологи находят (несомненно, ошибочно) в истории животного мира.

Обратимся к рассмотрению вопроса о вымирании среди членистостебельных.

Соображения, высказываемые К. Мэгдефрау (1956) о преимуществах каламитов перед археокаламитами, не противоречат новейшим

данным о геохронологическом диапазоне этих двух групп древовидных хвощей позднего палеозоя. Прежде всего, во избежание недоразумений, заметим, что автор новой сводки палеоботанических сведений о сфенофитах и неггератиофитах Э. Буро (1964) восстанавливает родовое название *Archaeocalamites*, включая в его синонимику *Asterocalamites*, относит род *Archaeocalamites* к семейству Archaeocalamitaceae порядка Equisetales, а род *Calamites* — к семейству Calamitaceae того же порядка. В «Основах палеонтологии» (Радченко и др., 1963а) принята несколько иная классификация: сохраняется родовое название *Asterocalamites*, в синонимику которого включается название *Archaeocalamites*; род *Asterocalamites* относится к семейству Asterocalamitaceae, которое вместе с семейством Sorocaulaceae составляет порядок Asterocalamitales, а род *Calamites* включается в семейство Calamitaceae порядка Equisetales. Мы будем придерживаться классификации, принятой Буро, оставляя специалистам решение этого небольшого классификационного расхождения, которое не влияет на рассматриваемый здесь вопрос о причинах смены археокаламитов каламитами. Если даже семейство Sorocaulaceae филогенетически связано с археокаламитами (в чем пока можно сомневаться), оно представляет собой особую группу, своеобразное ответвление, экологически отличное от археокаламитов. Археокаламиты, по Радченко и его соавторам (1963а), жили на протяжении позднего фамена и всего раннего карбона. Буро (1964) отмечает, что у этих растений продольные ребра двух соседних междоузлий продолжают друг друга, и потому ребра имеют тупое или прямоугольное окончание, в противоположность каламитам, у которых ребра по обе стороны от узла чередуются друг с другом. На рис. 19, который мы заимствуем у Буро, схематически показаны эти различия. Семейство Calamitaceae существовало от середины раннего карбона до начала поздней перми.

Таким образом, среди древовидных хвощей позднего палеозоя наблюдается несомненное замещение археокаламитов каламитами, причем, по мнению некоторых компетентных специалистов, вторые имеют явное биологическое преимущество перед первыми. Следовательно, имеются основания думать, что каламиты принимали существенное участие в вытеснении археокаламитов и способствовали вымиранию последних.

История папоротников, часто объединяемых под названием Filices, должна быть, несомненно, привлечена для раскрытия закономерностей и причин вымирания органических форм. Однако при нынешнем состоянии знаний в данной области достаточно полное использование этого материала для указанной цели доступно только специалистам, изучающим папоротники. Ведь даже различение папоротников и папоротникообразных семенных растений представляет большие трудности. Поэтому мы лишь в очень огра-

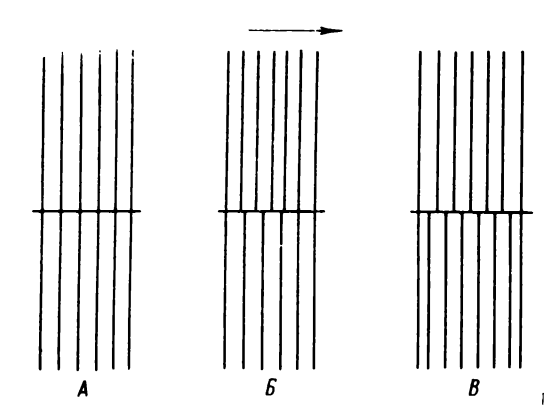


Рис. 19. Схема эволюции расположения продольных ребер на месте стыка междоузлий у сфенофитов

А — Archaeocalamites; Б — Calamites (Mesocalamites); В — Calamites, не принадлежащие к мезокаламитам (по Буро)

ниченной степени воспользуемся данными изучения папоротников для освещения проблемы вымирания растений.

Заметим прежде всего, что при этом мы будем основываться преимущественно на прекрасной сводке, какую представляет собой соответствующий том «Основ палеонтологии» (1963), опубликованный под редакцией А. Л. Тахтаджяна. Считаем нужным сделать одну оговорку. Упомянутый том «Основ палеонтологии» принимает тип Pteropsida, или папоротниковидных, в составе трех больших классов: Filices (папоротники), Gymnospermae (голосеменных) и Angiospermae (покрытосеменных). Мы не решаемся присоединиться к такому пониманию птеропсид. Покрытосеменные, например, слишком сильно отличаются от папоротников для того, чтобы называться папоротниковидными. Да и вся мировая литература по систематике высших растений показывает, что за исключением составителей палеоботанических томов «Основ палеонтологии» никто не считает Angiospermae папоротниковидными растениями.

Впрочем, сам Тахтаджян (1966) поспешил взять обратно это новшество; он недавно решил, что отныне покрытосеменные должны фигурировать как самостоятельный отдел Magnoliophytae, в составе двух классов, из которых один, до сих пор именуемый классом Dicotyledones, впредь имеет называться Magnoliatae, а другой, класс Monocotyledones, переименовывается этим автором в класс Liliatae. Нам кажется, что ботаникам не следует спешить с принятием этих нововведений, тем более что никому не известно, не воспоследуют ли в ближайшем будущем новые коренные таксономические преобразования.

Папоротники имеют признаки, указывающие на непосредственную связь с псилофитами (Вахрамеев, 1963). Прапапоротники появляются в среднем девоне и вымирают в перми. Один из порядков прапапоротников, Archaeopteridales, представленный несколькими родами, из которых наиболее известен разноспоровый

Archaeopteris, приобретает необычайно широкое распространение по всему земному шару в позднем девоне. Поэтому позднедевонские флоры часто называются археоптерисовыми. Этот род вымирает в начале карбона.

В карбоне появляются другие крупные группы папоротников, как эвспорангиатные (у которых спорангий развивается из группы клеток и имеет толстую, многослойную стенку), так и лептоспорангиатные (у которых спорангий развивается из одной клетки и имеет стенку, состоящую из одного слоя клеток). «По времени своего расцвета,— говорит Тахтаджян (1956, стр. 188),— лептоспорангиатные папоротники значительно моложе эвспорангиатных». В мезозое преобладают типы, которые в современной флоре представлены преимущественно в тропиках и субтропиках. Большинство семейств достигло своего расцвета в течение раннего мела (Тахтаджян, 1956).

Безусловно примечательно, что некоторые виды из умеренных зон являются ксерофитами и растут на скалах или сухих склонах между камнями. Уже этот факт подрывает ту утрированную форму монодинамической теории вымирания, согласно которой исчезновение и расцвет растений суши зависели якобы от проникновения или непроникновения солнечных лучей до поверхности Земли.

Из эвспорангиатных папоротников мараттиевые получили широкое распространение во второй половине карбона и первой половине перми. Новые вспышки в развитии мараттиевых, по Вахрамееву (1963), падают на поздний триас и ранний мел. В верхнем меле и третичной системе мараттиевые встречаются редко. В настоящее время они представляют собой реликтовую группу, распространенную в тропическом поясе преимущественно Юго-Восточной Азии.

Другая группа эвспорангиатных папоротников — порядок Ophioglossales (ужовниковые)—из палеозоя не известна, за исключением находок изолированных спор в перми. Тем не менее Вахрамеев (1963) предполагает, что эта группа возникла уже в карбоне из какой-то ветви прапапоротников. Начиная от триаса, споры ужовниковых встречаются часто, но древнейшие из найденных остатков вегетативных частей происходят из эоцена Италии.

Из лептоспорангиатных в карбоне представлены осмундовые (чистоустовые) и некоторые другие семейства. Семейство схизейных представлено в палеозое менее разнообразно, чем осмундовые, но получает широкое развитие в мезозое. С третичного периода их географическое распространение сокращается, и в настоящее время они обитают преимущественно в тропиках. Семейство глейхениевых представлено в карбоне очень скудно. Редкие находки известны из триаса и юры. Зато очень широкое распространение, охватывающее почти весь земной шар, включая и заполярные области, они получили в меле. В кайнозое их распространение сильно сокра-

щается, так же как и видовое разнообразие. Теперь глейхениевые произрастают лишь в тропиках.

Распространение остальных групп лептоспорангиатных папоротников показывает, что появление и расцвет, так же как и исчезновение, тоже́ не связаны с какими-либо геохронологическими границами.

Не может быть, следовательно, никакой речи о внезапном вымирании каких-либо крупных таксонов папоротников. В то же время палеоботанический материал показывает, что в их историческом развитии тщетно было бы видеть доказательство поступательного сокращения, угасания всего класса в целом. Некоторые крупные его таксоны слабо представлены или даже совсем не найдены в палеозое потому, что их тогда почти не было или они занимали в те времена совершенно подчиненное положение в наземной флоре. Пора расцвета отдельных групп пришла много позже, например, в юре или меле. И в этом сравнительно позднем расцвете относительно низко организованных растений нет ничего удивительного, а тем более несовместимого с дарвинистским пониманием эволюции и вымирания. Аналогичные явления мы наблюдаем и в истории разных классов беспозвоночных и позвоночных животных.

Мы не можем здесь рассматривать вопрос, в какой мере птеридоспермы могут считаться таксоном естественной филогенетической систематики. В «Основах палеонтологии» они рассматриваются как подкласс класса голосеменных растений. Это — обширная группа, представители которой по облику и отчасти по анатомическому строению сходны с папоротниками, но отличаются от папоротников наличием семепочек (семезачатков), которые, однако, не развиваются у них до состояния настоящих семян. Н. А. Шведов и А. А. Любер (1963, стр. 42) указывают на «единственно возможную непосредственную связь этих растений с девонской группой разноспоровых прапапоротников, а именно с Archaeopteridaceae». Те же авторы говорят, что «возникновение семезачатков в результате эволюции девонских разноспоровых папоротников, очевидно, и обеспечило расцвет этих примитивных голосеменных в последующую вторую половину палеозойской эры». Шведов и Любер различают три порядка в подклассе птеридоспермов: Cycadofilicales, Caytoniales и Glossopteridales. Из первого порядка наиболее древнее семейство Lyginopteridaceae, известное с самых низов нижнего карбона, испытывало расцвет в среднем карбоне и угасало в конце позднего карбона. Другие семейства существовали, судя по находкам в ископаемом состоянии, дольше: Medullosaceae до перми включительно, а Peltaspermaceae — в течение значительной части триаса до рэта включительно. Итак, этот порядок не показывает никакого признака резкого «разрыва» на границе между палеозоем и мезозоем. Порядок Caytoniales существовал, по Шведову и Любер, в триасе и юре, хотя те же авторы указывают присутствие рода

Caytonia от верхнего триаса до верхнего мела. По Мэгдефрау (1956), Готану (1964) и Тахтаджяну (1956), Caytoniaceae отмечаются лишь в юре. По Криштофовичу (1957), причисляемый к кайтониевым *Sagenopteris* не увеличивает в вельде своего значения, хотя род сохраняется до верхнего мела Чехии и Сахалина (*Sag. variabilis*). Следовательно, и в этом случае данные геологической летописи не говорят о каком-то внезапном исчезновении этого порядка на той или иной границе между крупными единицами геологического времени. Порядок Glossopteridales широко представлен в верхнем карбоне перми и нижнем триасе. Значит, и это не дает оснований для каких-либо катастрофистских выводов.

Подкласс Cycadophyta охватывает порядки Bennettitales, Cycadales и некоторые другие менее изученные формы, которых мы тут касаться не будем.

Предполагают, что беннеттитовые отделились от птеридоспермов не позднее карбона. Временем подлинного расцвета как беннеттитовых, так и цикадовых, считается мезозой (исключая позднемеловую эпоху), который, по Вахрамееву и его соавторам (1963, стр. 104), «нередко называют эрой саговообразных, или цикадофитов». Репродуктивные органы несомненных цикадовых известны начиная с верхнего триаса. Некоторые цикадовые продолжают существовать до настоящего времени как растения тропического и теплого климата.

Значит, и эта обширная группа тоже не дает никаких оснований для катастрофистских воззрений Шиндевольфа и других сторонников «ударных» факторов вымирания. Кордаиты (Cordaitales), которые в «Основах палеонтологии» рассматриваются как порядок подкласса Coniferophyta, в палеозойское время «были настолько широко распространены географически, что, — как выражаются Радченко и его соавторы (1963б, стр. 157),— их представители, надо думать, жили почти под всеми широтами на всех континентах и островах того времени». «Первые остатки стволов кордаитового типа известны уже с верхнего девона, а первые остатки листьев — из отложений, переходных от верхнего девона к нижнему карбону. В среднем карбоне — поздней перми кордаитовые процветали, к самому концу перми они начали угасать, в конце триаса исчезли совершенно» (там же, стр. 157—158).

Нам кажется, что даже убежденному катастрофисту тут трудно решить, где же, на каком уровне провести «линии разрыва»: между средним и верхним девоном, между девоном и карбоном, между основной частью верхней перми и самыми верхами верхней перми или между верхним триасом и нижней юрой. Во всяком случае, такую линию никак нельзя представить себе между палеозоем и мезозоем.

В истории другого порядка того же подкласса кониферофитов, порядка Ginkgoales, имеются моменты, сильно затрудняющие изу-

чение их филогении и разработку естественной систематики; тут, по-видимому, значительная роль принадлежала явлениям параллельного развития, которое зачастую вело к эволюции сходного облика и сходного строения у форм, далеких одна от другой по своему происхождению. Несколько родов указывается из нижней перми. С позднего триаса происходит быстрое увеличение числа и разнообразия форм (Василевская, 1963), что, по-видимому, сопровождается расширением их ареалов. Максимального развития гинкговые достигают в юре, а многие из родов сохраняют свое значение в раннемеловую эпоху. К началу позднего мела большинство гинкговых вымирает, а в позднем меле и палеогене сохраняются только два рода — *Ginkgo* и *Torellia.* С начала олигоцена сохраняется только один род *Ginkgo.* В конце миоцена он, по-видимому, вымирает в Северной Америке, а в конце плиоцена и в Европе. Он сохраняется дольше только в Восточной Азии, где вид *Ginkgo biloba* продолжает существовать едва ли не только в искусственных насаждениях. По П. И. Лапину и С. Я. Соколову (1949), этот «японо-китайский реликт» в настоящее время нигде не известен в диком состоянии. Авторы указывают, что *G. biloba* культивировался в Китае с XI в. н. э. во всех районах с умеренным климатом, а позднее был введен в Японии. Тахтаджян (1956, стр. 335) отмечает, что первоначально этот вид был известен «только в культурном состоянии как священное дерево в садах японских храмов» и оттуда был вывезен в начале XVII в. в ботанические сады Европы, а затем и Северной Америки. Это подтверждается Лапиным и Соколовым, которые указывают, что в Европе он существует с 1727—1737 гг. Для нас существенно то, что этот вид, совершенно вымерший и не существующий в естественном состоянии уже несколько веков, довольно успешно произрастает в искусственных насаждениях. Это, следовательно, растение, вполне способное жить при нынешних климатических условиях на очень обширном ареале. Тем труднее думать, что он вымер из-за изменений климата. И в то же время это яркое доказательство несостоятельности гипотезы, приписывающей вымирание организмов «иссяканию» генетической или иной внутренней «энергии».

Как мы видим, общий ход исторического развития этого порядка чрезвычайно интересен и поучителен: он никак не может быть истолкован с позиций катастрофизма, или «анастрофизма». История подкласса показывает, что вымирание порядка совершалось постепенно, как раз так, как этот процесс представлял себе Дарвин. И, конечно, не может быть никакой речи о внезапности и разрывах, о которых мечтают до сих пор приверженцы различных «ударных» или «взрывных» гипотез.

Порядок Coniferales (хвойные), согласно А. И. Турутановой-Кетовой и ее соавторам (1963), появился в среднем карбоне или, по данным палинологии, еще раньше. «Переход от карбона к перми

и пермь являются наиболее интересной фазой в истории развития хвойных; в это время хвойные сменяли кордаитовые, постепенно вытесняя их благодаря своей более высокой организации» (там же, стр. 222). Нам кажется, что тут авторы подтверждают дарвинистское представление о вымирании как о процессе, в котором ведущую роль играют отношения внутри биоса, причем группы, достигшие большого совершенства, вытесняют отстающих, живущих в той же самой экологической зоне.

Тем не менее на той же странице авторы высказывают традиционные соображения о том, что конец каменноугольного периода был критическим моментом, ибо к тому времени начала проявляться новая фаза складчатости — важный фактор в истории развития растительности. «Особые, коренные изменения произошли на Европейском континенте и прилегающих территориях, вызвавшие в растительном покрове угасание старых типов и появление новых» (там же, стр. 222). Таким образом, авторы придерживаются широко распространенного мнения, согласно которому фазы орогенеза вызывают вымирание одних форм и возникновение других. Это высказывание находится, по нашему мнению, в противоречии с фигурирующим на той же странице утверждением, что появление и распространение более высокоорганизованных ведет к вытеснению ими менее высокоорганизованных. Затем следуют рассуждения о возрастающей сухости, правда, только в Европе, что выразилось еще резче в цехштейне, когда «почти полностью исчезают папоротники и кордаиты и вместе с тем увеличивается значение хвойных». Далее, говорится о близких по биологическому облику пермских флорах Северной Америки; здесь тоже якобы произошла «аридизация климата». Нам кажется, что палеоклиматологические выводы следует делать с большей осторожностью. В частности, идея все более усыхающей планеты едва ли может считаться солидно обоснованной; скорее, это одна из традиций, которые зачастую крепко держатся в науке, хотя и не подтверждаются фактическими данными. «В юрский период произошло формирование хвойных в их современном многообразии» (там же, стр. 223).

Воспроизводим схему геохронологического развития основных групп хвойных (рис. 20). Она показывает, что в их истории ничто не указывает на резкие разрывы между отдельными периодами или эпохами. В частности, отнюдь не подтверждаются воображаемые разрывы между палеозоем и мезозоем, а также между мезозоем и кайнозоем.

Крупный перелом в истории наземной флоры произошел не на границе мелового и третичного периода, а раньше, внутри мелового периода. Уже этот общеизвестный факт компрометирует все те «ударные» гипотезы, которые исходят из предположения о катастрофе, или, как теперь предпочитает выражаться Шиндевольф, анастрофе, на границе между мелом и палеогеном. Для освещения

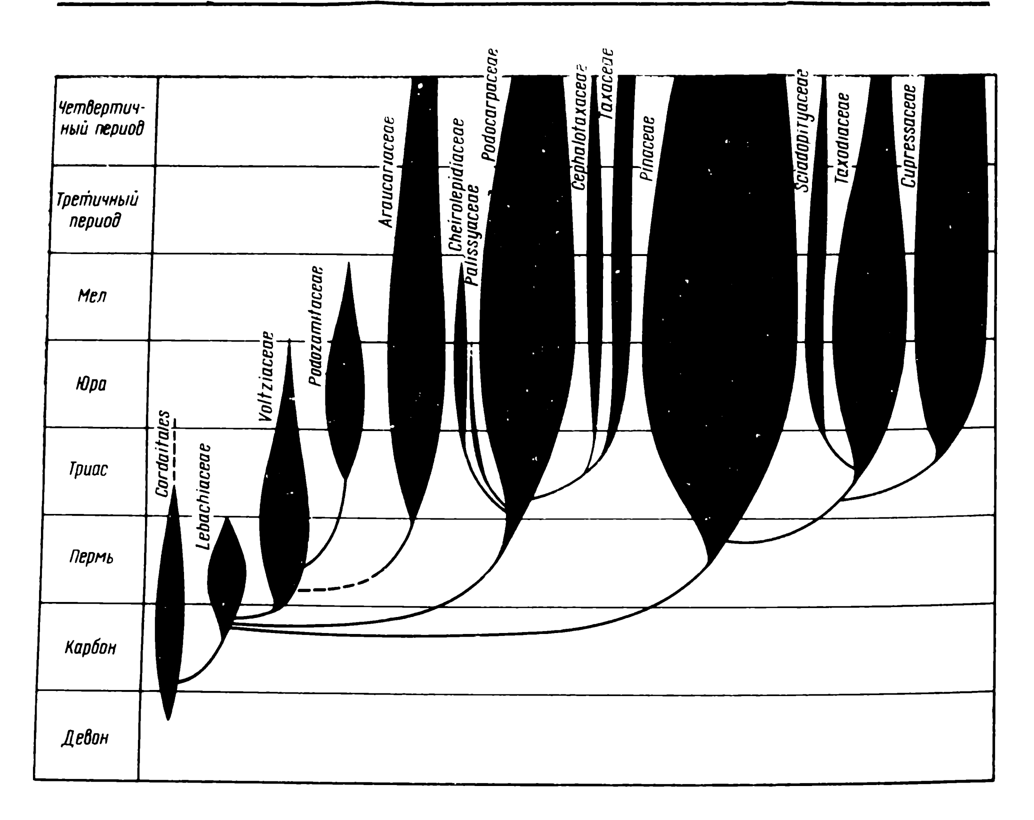


Рис. 20. Схема геохронологического распределения основных групп хвойных (по «Основам палеонтологии»)

проблемы факторов вымирания важно, конечно, учесть нынешнее состояние знаний о появлении и экспансии покрытосеменных растений. Мы думаем, что этот вопрос в соответствии с новейшими данными удачно рассматривается Тахтаджяном и его соавторами (1963). Из этой работы мы и заимствуем важнейшие данные о первых этапах исторического развития покрытосеменных.

Чем глубже мы спускаемся в меловой период, тем более возрастает количество представителей примитивных двудольных (магнолиевые, лавровые и близкие к ним семейства). Первые покрытосеменные появились, вероятно, еще в недрах юрской или триасовой флоры (по мнению же некоторых авторов, даже раньше). Однако в эти отдаленные времена они занимали лишь ничтожное место среди господствовавших тогда папоротников и голосеменных. Пока еще нет никаких бесспорных данных не только о триасовых, но и о юрских покрытосеменных. Правда, находки пыльцевых зерен покрытосеменных указываются для юры и даже для триаса, но их принадлежность к покрытосеменным подвергается сомнению или даже отрицается.

Не вызывающие сомнений отпечатки листьев покрытосеменных встречаются только начиная с нижнего мела. Для неокома известно небольшое число вполне достоверных отпечатков листьев, и притом только для Северной Америки; но пыльцевой анализ указывает на существование покрытосеменных и в других областях. Для верхней же части нижнего мела (апта и альба) известно уже много бесспорных отпечатков листьев и некоторое количество остатков древесин двудольных. К концу раннего мела встречаемость и обилие покрытосеменных сильно возрастают. Из альба имеется довольно большое число находок листьев покрытосеменных (различные области северного полушария, включая Арктику). Однако в этом веке покрытосеменные встречаются все еще вместе с цикадовыми, беннеттитовыми, гинкговыми, хвойными и папоротниками и лишь в немногих случаях занимают господствующее положение (Португалия и США). На территории Португалии во флоре Буаркош покрытосеменные составляют $^1/_3$ видового состава, а во флоре Тавареде почти половину. В альбской флоре среднего течения р. Зырянки покрытосеменные встречаются редко и обычно в виде единичных отпечатков на фоне подавляющего большинства листьев папоротников и голосеменных. По числу видов они составляют около 25%, но по числу отпечатков лишь ничтожно малую часть всей флоры. Господствующими были все еще папоротники, цикадовые, гинкговые и хвойные. Впрочем, не исключена возможность принадлежности этой флоры к апту. В среднеальбской флоре кызылшенской свиты Западного Казахстана из 35 видов растений 14 принадлежат к покрытосеменным. В верхнем же альбе Западного Казахстана покрытосеменные уже преобладают. В верхнеальбских флорах Дакоты и Аспена в Северной Америке доля покрытосеменных достигает 85%; здесь они уже определенно доминируют.

К концу альба происходит одно из резких и коренных изменений растительного мира суши: покрытосеменные за сравнительно очень короткий промежуток геологического времени широко распространяются по всей Земле, быстро достигают Арктики и Антарктики. Покрытосеменные этого времени в отличие от более древних в большинстве принадлежат уже к ныне живущим родам и представлены как примитивными формами (Magnoliaceae, Lauraceae и др.), так и сильно продвинутыми (Fagaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Juglandaceae и др.).

Такова в общих чертах древняя история покрытосеменных. Вследствие многих преимуществ, осуществленных в процессе прогрессивной эволюции, покрытосеменные могли потеснить представителей более древних групп наземных растений. Но этот вопрос рассмотрим особо. Здесь считаем нужным подчеркнуть, что данные современной науки недвусмысленно говорят за то, что основной перелом в развитии наземных флор мира произошел к концу ран-

него мела (хотя покрытосеменные существовали и эволюировали еще задолго до этого времени). Как же примирить это с представлениями о каких-то физических и химических факторах, якобы вызвавших «революцию» или катастрофу в истории органического мира на границе мезозоя и кайнозоя? Почему эти предполагаемые «ударные» факторы — теллурические или космические — не затронули в должной мере животный мир в конце первой половины мела и почему, когда эти факторы обрушились на животный мир, они пощадили растения?

Едва ли можно сомневаться в причине такого странного недоразумения; оно объясняется тем, что авторы таких гипотез сильно увлекаются отдельными изолированными данными, забывая обо всей колоссальной массе остальных фактов палеобиологии и геологии. Этим, в основном, объясняется разноголосица во мнениях о причинах вымирания органических форм и их групп.

Какие выводы могут быть сделаны на основании анализа приведенного нами обзора фактов смены одних групп растений другими в разные моменты геологического времени?

Прежде всего, процессы вымирания и распространения форм различных групп не были приурочены к камим-то единым геохронологическим уровням. И нет ни малейшего основания думать, что смены доминантных таксонов связаны с какими-то моментами разрывов, с какими-то «флористическими разрывами», подобными тем «фаунистическим разрывам», которые так упорно подчеркиваются вопреки фактам многими учеными — геологами, палеозоологами и даже палеоботаниками.

Древнейшие растения суши, как Prototaxitaceae, Baragwanatiales, псилофиты, показывают постепенную смену групп, причем обычно более совершенные типы сменяли менее совершенные. Нет оснований думать, что псилофиты исчезли внезапно и сразу, чтобы предоставить место другим группам. Широко известные древовидные плауновые верхнего палеозоя, лепидодендроны, сигиллярии и другие Lepidodendrales, появляются в геологической летописи не одновременно и исчезают тоже далеко не одновременно. Основные таксоны родового ранга и выше вымирают отнюдь не на границе палеозоя и мезозоя, а гораздо раньше. Другие доживают до этой границы и даже переживают ее. История папоротников тоже не содержит никаких данных, которые можно было бы привести в подтверждение неокатастрофистских идей. Появление, расцвет и вымирание отдельных групп этого класса происходили разновременно. В результате угасания группы иногда исчезало большинство принадлежащих к ней филогенетических линий, но кое-какие из них сохранялись долгое время; так возникали реликты.

Птеридоспермы тоже не подтверждают неокатастрофистской концепции: они не испытали «разрыва» ни на границе палеозоя и мезозоя, ни позже. Беннеттитовые так же, как и цикадовые,

испытывали длительный период расцвета на протяжении позднего триаса, всей юры и раннего мела. Но появились они еще в палеозое, а некоторые цикадофиты продолжают существовать до настоящего времени.

Характерные семенные растения карбона — кордаиты — существовали уже в позднем девоне, к концу перми они начинают клониться к упадку, но некоторые из представителей этого таксона дожили до конца триаса. Таким образом, и в этом случае невозможно найти резкий «уровень разрыва». Такую же картину представляет ход развития подкласса Ginkgoales — он постепенно вымирал с раннемеловой эпохи. Мы убедились также и в том, что в истории хвойных тоже не было разрывов ни между палеозоем и мезозоем, ни между мезозоем и кайнозоем.

Очень показательно, что покрытосеменные, ставшие господствующей группой наземных растений примерно с конца альбского века, засвидетельствованы в геологической летописи, как мы уже отметили, гораздо раньше этого геологического момента. Примечательно также, что в более древних флорах они составляли лишь небольшую часть всего состава ископаемых растений, а потом доля их участия становится все более и более существенной. Наконец, сторонникам «взрывных», или «ударных», гипотез вымирания трудно объяснить, почему те роковые экстрабиотические факторы, которые, по их мнению, смогли смести разных динозавров и прочих наземных и морских животных мезозоя, не прикончили в то же самое время мезозойские группы растений (беннеттитов и других), живших долгое время совместно с покрытосеменными, которые шаг за шагом вытесняли их на протяжении значительной части мелового периода.

С дарвинистской точки зрения, историю растений нельзя представить себе без переломных моментов относительно быстрой смены старых групп новыми, но между такими представлениями и неокатастрофистскими идеями — огромная методологическая пропасть.

Многие палеоботаники настаивают на том, что основной причиной вымирания групп растений были изменения климата и, прежде всего, его ксеротермизация,— идея, в основе которой лежит вера в последовательное осушение поверхности земного шара, процесс, который они иногда называют даже «ксерофитизацией» климата (хотя фитон по-гречески — растение).

Серьезная глубокая разработка вопросов палеоклиматологии имеет огромное значение для освещения причин развития и вымирания организмов. Однако гипотеза усыхания Земли принимается обычно без всяких доказательств, просто в силу традиции. Она имеет привлекательную силу простоты — легче всего сослаться на то, что климат земного шара становился суше и потому влаголюбивые формы сменялись ксерофитами. Так без особых затруднений

получается объяснение вымирания. Однако это объяснение оставляет совершенно в стороне процесс восходящей, прогрессивной эволюции, который, тем не менее, иногда отмечается сторонниками идеи универсальной ксеротермизации. Если обширные группы вымирают просто вследствие дальнейшей ксеротермизации, то отпадает необходимость искать иных причин победы одних групп над другими в борьбе за существование. Если же прогрессивная эволюция имеет прямое отношение к выживанию и экогенетической экспансии групп, ее претерпевающих, и к вымиранию групп отстающих, то возможно, что, по крайней мере, в некоторых случаях такие события, как вымирание, происходили вследствие вытеснения менее совершенных более совершенными. Следовательно, вымирание может совершаться и, очевидно, нередко совершалось без существенного участия «ухудшения» климата.

Многие факты показывают необходимость большой осторожности в заключениях о климате прошлого на основании нынешнего распространения родов, а тем более очень крупных таксонов, к которым принадлежат изучаемые вымершие формы. Так, растения рода *Artocarpus* (хлебное дерево) живут ныне преимущественно в Индо-Китае, т. е. в условиях очень теплого климата. Было бы крайне опрометчиво утверждать, что и представители этого рода, известные из верхнего мела слоев Атан в Западной Гренландии, жили в такой же обстановке, как и нынешние формы (Кэйн, 1944, стр. 75). Впрочем, в этих слоях остатки хлебного дерева сопровождаются формами, по-видимому, умеренного климата. По А. С. Кэйну, ни одна из ископаемых флор умеренной зоны, если даже флоры именуются палеоботаниками тропическими, не является тропической в строгом смысле слова. Кроме того, в процессе эволюции может измениться толерантность (выносливость) растения без заметного изменения морфологических особенностей вида. Приблизительно такую же картину представляет географическое распространение пальм в настоящее время и в прошлом. Все это надо помнить, когда мы собираемся делать заключение об исчезновении форм вследствие изменения климата — похолодания или ксеротермизации.

Итак, всякий, кто хочет искать причин вымирания ранее существовавших групп растений суши, должен помнить, что нынешнее распространение представителей этих таксонов или их родичей нельзя считать исчерпывающим доказательством климатической привязанности вымерших форм того же таксона. Например, как это мы отмечаем в другом месте, в мезозое пышного расцвета достигли почти все семейства лептоспорангиатных папоротников, причем преобладали формы, которые ныне представлены преимущественно в тропиках и субтропиках. В настоящее время известно более 270 родов и до 10 000 видов лептоспорангиатных папоротников (Тахтаджян, 1956), большинство из них распространено в тропических или субтропических областях. Здесь они встречаются

в большом количестве и составляют очень важный элемент растительности. Можно ли отсюда сделать вывод, что и в меловом периоде родичи их жили главным образом в тропических или субтропических условиях? Нет, такой вывод был бы, по-нашему мнению, скороспелым. Вполне возможно, что климатический диапазон распространения главных крупных таксонов лептоспорангиатных папоротников был в позднем мезозое более широким, чем в настоящее время. В сокращении ареалов позднемезозойских лептоспорангиатов могли сыграть важную роль вытеснявшие их другие более высоко организованные растения.

Необходим тщательный анализ палеогеографических и географических данных по каждому отдельному таксону даже для приблизительного общего решения об «узоре» изменения ареалов и связи этого процесса с расселением других групп — таксонов, близких экологически, но более высоко организованных.

Затронем еще один вопрос, связанный с общим ходом развития наземной флоры. В научной литературе часто можно встретить положение, что историческое развитие наземной флоры несколько опережает развитие наземной фауны или даже фауны вообще. Это понимается в том смысле, что узловые моменты в истории растений суши имеют место примерно на полпериода раньше, чем узловые моменты в развитии фауны. Так, утверждается, что перелом в развитии флоры имел место в середине пермского периода, между нижней и верхней пермью. А в истории фауны такой перелом совершился между пермью и триасом, что и дало ученым основание для проведения границы между палеозоем и мезозоем по кровле перми. Значительно позже коренное преобразование наземной флоры произошло приблизительно в середине мелового периода (точнее, в конце нижнего мела), а такое же преобразование фауны — на границе между мелом и кайнозоем. В первом случае имеется в виду экспансия покрытосеменных, а во втором — начало господства млекопитающих. Аналогичное явление некоторые специалисты пытались усмотреть в развитии флоры и фауны до карбона. В этом обобщении, конечно, имеется значительный элемент упрощения действительных событий в истории органического мира. Но в нем все-таки отражается также некоторая доля истины. Так или иначе, несовпадение переломов в истории флоры, с одной стороны, и фауны — с другой, едва ли можно объяснить с катастрофистских позиций.

ДАННЫЕ ГЕОГРАФИИ НЫНЕЖИВУЩИХ РАСТЕНИЙ, СВИДЕТЕЛЬСТВУЮЩИЕ О ХОДЕ ПРОЦЕССОВ ВЫМИРАНИЯ

Палеонтологическая летопись развития растительного мира суши по самой сути своей еще более отрывочна, чем летопись морского биоса. Кроме того, на многих территориях изучение ископаемых растений находится в своей начальной стадии, особенно палинологические исследования, от которых мы можем ждать очень многого; когда методы анализа пыльцы и спор будут настолько усовершенствованы, что сделают возможным массовое точное определение видов растений, которым принадлежат эти микроскопические остатки, возможности палинологии сильно расширятся. Тем не менее и при нынешнем состоянии науки хорошо устанавливаются случаи сокращения ареалов обитания видов в процессе эволюции. Известно немало реликтов среди нынеживущих растений суши. Такие данные подтверждают дарвинистское понимание явлений вымирания видов и более крупных таксонов.

Так, по Э. М. Рид (1922), роды *Magnolia*, *Liriodendron*, *Meniscospermum* и *Nyssa* вымерли в Европе, хотя они дожили до нашего времени в Восточной Азии и Северной Америке. Роды *Phyllodendron*, *Actinidia* и *Dzelkowa* вымерли в Европе, а также, по всей вероятности, и в Северной Америке, но выжили в Азии, особенно в восточной ее части. Роды *Dulichium*, *Karwinskia* и *Proserpinacea* вымерли в Европе и, вероятно, в Восточной Азии, но дожили до наших дней в Северной Америке. Исследователи третичных флор нередко убеждаются, что во многих случаях эндемики по существу являются реликтами некогда процветавших родов, имевших когда-то широкое распространение. В другом месте мы уже отметили такое явление в истории порядка Ginkgoales (рис. 21).

Sequoia некогда населяла Европу, Восточную Азию и Арктическую область, а также обширные территории в Северной Америке. Она найдена, например, и в Западном Закавказье в отложениях от понта до чаудинского горизонта включительно. А теперь она сохранилась только на побережье Калифорнии. Род *Euryale* прежде был представлен многими видами, остатки которых обнаружены в геологически разновозрастных отложениях по всей Европе, а также в антропогене Западной Грузии (устное сообщение К. И. Чочиевой). Теперь же остался лишь один вид, живущий в некоторых частях Китая и Ассама. Такие виды, как *Nyssa sylvatica*, *Pilea pumila*, *Dulichium spathaceum*, произрастали в Европе, включая Русскую равнину, на Урале, в Сибири, на территории Западной Грузии, а теперь их распространение ограничено материком Северной Америки.

Ныне *Metasequoia* произрастает на ограниченном участке в Китае. В прошлом она была распространена очень широко, преимущественно в Азии и Северной Америке (рис. 22).

Род *Tsuga* в настоящее время занимает тоже реликтовый ареал (Толмачев, 1962). Распространение нынеживущих видов рода *Tsuga* показано на рис. 23. Современный ареал этого рода покрывает, по А. И. Толмачеву (там же, стр. 80), довольно значительное пространство на востоке Азии и в Северной Америке. «Ископаемые остатки видов этого рода известны в значительном количестве не только из более северных районов востока Азии (Сахалин, бассейн Колымы и др.) и Северной Америки, но также из третичных отложений различных частей Сибири, Приуралья, Кавказа, Украины, Средней Европы. В пределах последней вымерший вид тсуги, *T. europaea*, был довольно обычен в миоцене и особенно плиоцене. В относительно недавнем прошлом род был распространен более или менее циркумполярно в умеренно-северной полосе суши».

Род *Pseudotsuga* в минувшие времена имел распространение, сходное с распространением рода *Tsuga*, но теперь *Pseudotsuga* локализован гораздо у́же; он представлен одним китайским и одним японским видами (Толмачев, 1962).

Современный ареал рода *Chamaecyparis* ограничен Северной Америкой, Японией и о-вом Тайвань. В ископаемом состоянии он известен из плиоцена Европы, Кавказа, Западного Закавказья (в верхнем плиоцене такого изобилия, как здесь, остатков этого рода нет нигде в другом месте) и Японии. Относительная скудость сведений об ископаемых представителях этого рода, возможно, объясняется тем, что пыльца семейства Cupressaceae сохраняется вообще плохо, а карпологические исследования пока очень малочисленны.

Современный ареал рода *Carya* (около 16 видов) ограничен Северной Америкой и Южным Китаем. В прошлом этот род был распространен несравненно шире. Он охватывал Европу, Кавказ, Урал, Сибирь, Японию, Китай и Северную Америку. Имеются указания на присутствие остатков этого рода в верхнем меле Урала, Тургайской впадины и Дальнего Востока, в эоцене Украины, правобережья Дона, Тургайской впадины, Северного Кавказа, Западной Европы и Северной Америки, в олигоцене Прибалтики, Крыма, Урала, Западной Сибири, Тургайской впадины, Ферганы, Дальнего Востока и Западной Европы, миоцене Прибалтики, Кавказа, Западной Европы и Северного Китая, плиоцене Западного Предкавказья, Румынии, Польши, Западной Европы и Японии.

Род *Magnolia*, представленный ныне многими видами, «широко распространен на востоке Азии — от Явы и Суматры на юге до Хоккайдо и Кунашири на севере, а также на востоке Северной и в Центральной Америке. В ископаемом состоянии остатки различных видов *Magnolia* известны из третичных и меловых отложений

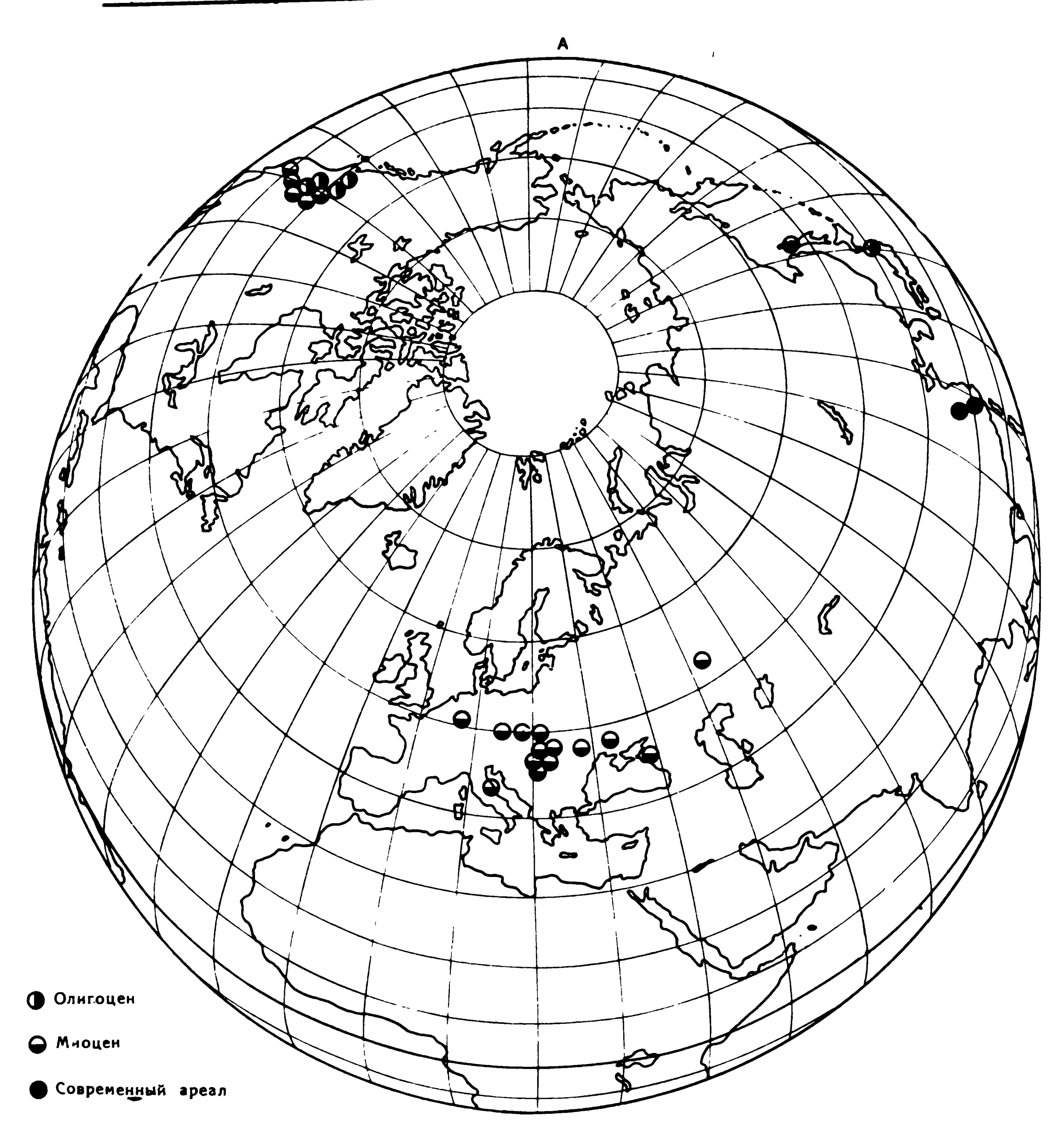
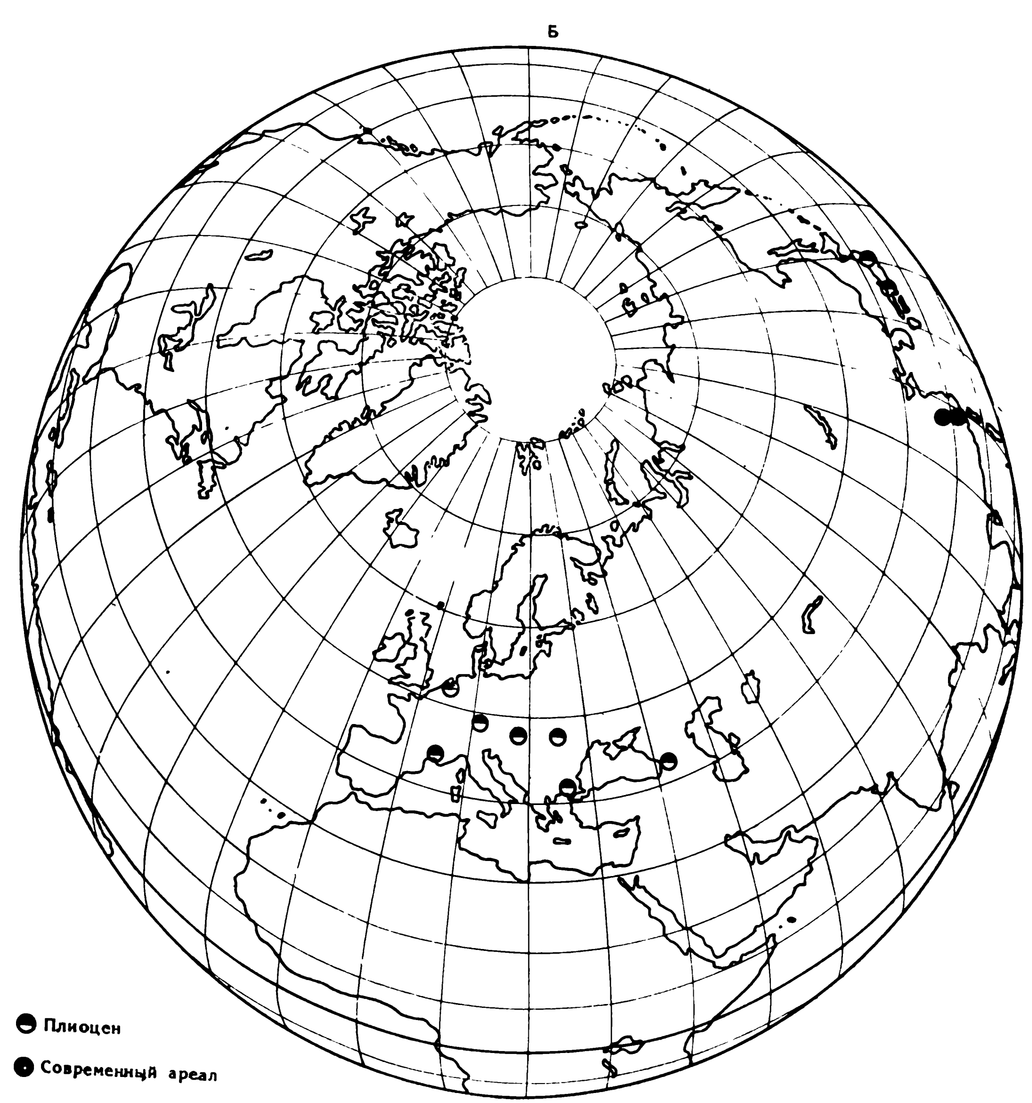


Рис. 21. Географическое распространение рода *Ginkgo*

А — распространение *G. adiantoides* и *G. occidentalis* в олигоцене и миоцене и современный ареал *G. biloba*;

более северных частей Северной Америки (включая Аляску и Гренландию), из Сибири и с Советского Дальнего Востока, из различных частей Европы. Несомненно, что в прошлом ареал рода *Magnolia* покрывал громадное пространство на севере Евразии и Америки» (Толмачев, 1962, стр. 80).



Б — распространение *G. adiantoides* в плиоцене и современный ареал *G. biloba* (по Тралау, 1968)

Современный ареал рода *Liriodendron* и распространение представителей его видов в ископаемом состоянии показаны на рис. 24. «Род *Liriodendron*,— пишет Толмачев (там же, стр. 80),— в настоящее время представлен только двумя видами и имеет ареал, расчлененный на две основные части: в одной из них, более обширной, на востоке США, произрастает широко известное «тюльпанное дере-

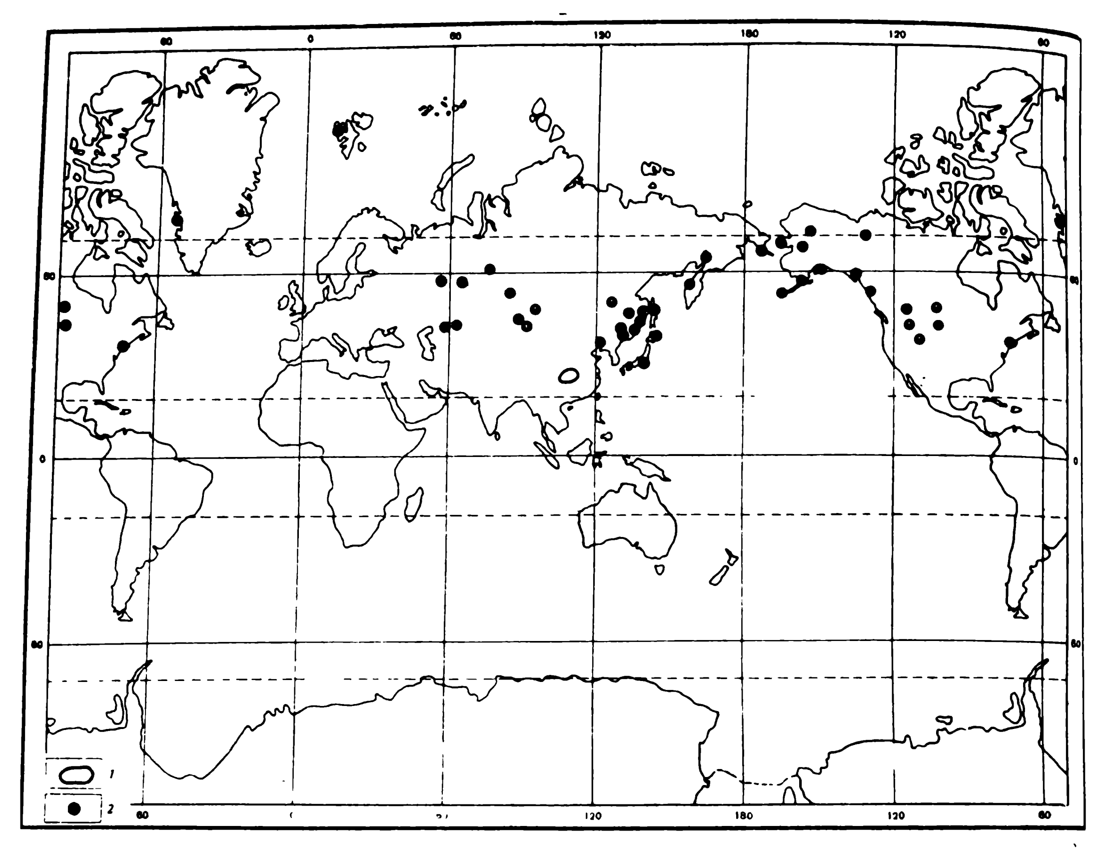


Рис. 22. Географическое распространение рода *Metasequoia*

1 — современный ареал *Met. glyptostroboides*; *2* — местонахождения остатков *Met. disticha* в третичных отложениях (по Толмачеву)

во», *Liriodendron tulipifera*; другой, центральнокитайской части ареала, свойствен *Liriodendron chinensis*. По ископаемым остаткам установлено, что немногочисленные и в прошлом виды *Liriodendron* произрастали, начиная с мелового времени, в умеренных частях Северной Америки; в третичное время, вплоть до плиоцена,— в Европе (Великобритания, Голландия, Чехословакия, юг СССР и пр.), в Сибири (Бухтарма), на Сахалине». Даже в сравнительно недавние времена, в неогене и четвертичном периоде, ареал рода был гораздо обширнее нынешнего.

Кроме того, история этих двух родов семейства Magnoliaceae показывает, что изменения их ареалов нельзя понимать как процесс, всюду и неуклонно совершавшийся лишь в сторону сокращения ареалов; даже при господстве такого направления в изменении ареалов вполне возможны и частичные экспансии на отдельных участках. Ход изменения границ ареалов видов и родов должен был

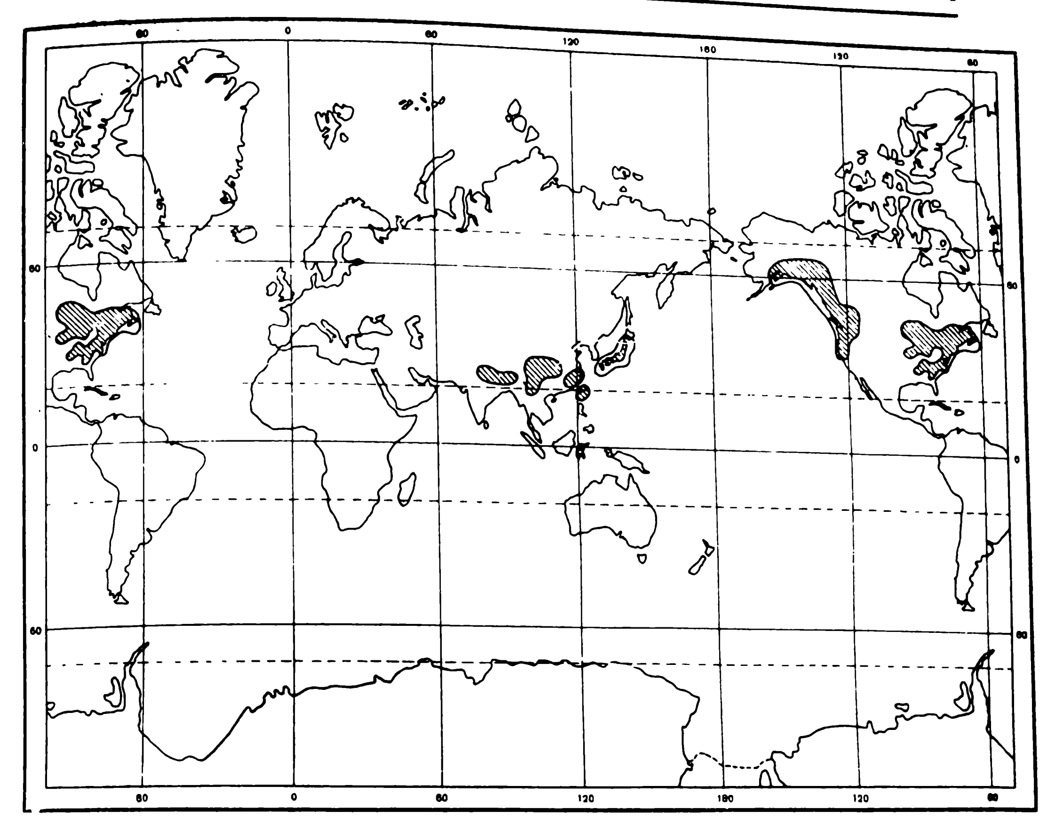


Рис. 23. Современное распространение рода *Tsuga* (по Толмачеву)

быть, без сомнения, сложным. Вероятно, только в очень поздних фазах вымирания, когда ареал становился ничтожным и резко реликтовым, даже незначительные реверсии в смысле частичного и кратковременного расширения ареала на отдельных отрезках его периферии уже не совершались.

Быть может, ареал пальм рода *Nipa*, показанный на рис. 25, занимает слишком обширную площадь от Цейлона до Гвинеи и Северной Австралии, чтобы этот род был признан реликтовым. Но находки ископаемых представителей данного рода в Северной Америке, Европе, Азии и Африке показывают, что в прошлом он имел несравненно более широкое распространение, которое, заметим кстати, едва ли зависело лишь от наличия климатических условий, близких к тем, в которых произрастают нынешние виды рода. Остатки представителей этого рода встречены в эоцене Украины и олигоцене бассейна р. Майхе (Приморье). Вне нашей страны род отмечается в эоцене Англии, Бельгии, Франции, Италии, Египта, Северной Америки и о-ва Борнео.

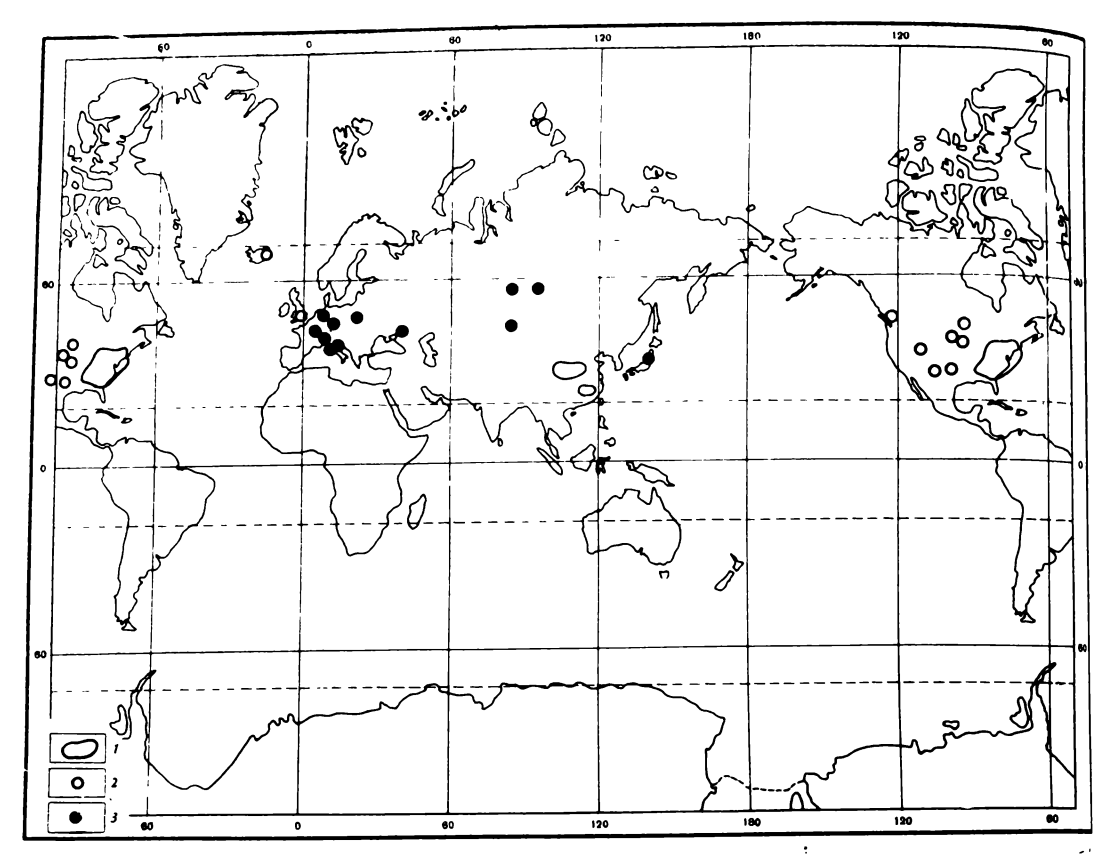


Рис. 24. Географическое распространение рода *Liriodendron*

1 — современное распространение *Lir. tulipifera*; 2 — распространение остатков лириодендронов в меловых и палеогеновых отложениях; 3 — то же, в неогеновых и четвертичных отложениях (по Толмачеву)

К. Мэгдефрау (1953) правильно отмечал, что на основе единичной находки пальмы мы не можем уверенно заключить о тропическом или субтропическом климате. Ведь *Chamaerops humilis* живет на северном побережье Средиземного моря, а *Peroxylon andicola* поднимается в Андах Колумбии и Эквадора до высоты 2700 *м* (граница строевого леса). В культурных условиях *Chamaerops humilis* «в СССР отлично растет на южном берегу Крыма, Черноморском побережье Кавказа (от Сочи), в Тбилисском ботаническом саду» (Жуковский, 1949, стр. 465).

Род *Fothergilla*, кустарник из Chamamelidaceae, ныне занимает разорванный ареал в северной умеренной зоне, а именно, в юго-восточной части США и Афганистане (Стеббинс, 1947). Такое распространение характеризует данный род как реликт прежде широко распространенного аркто-третичного леса. Но *Fothergil-*

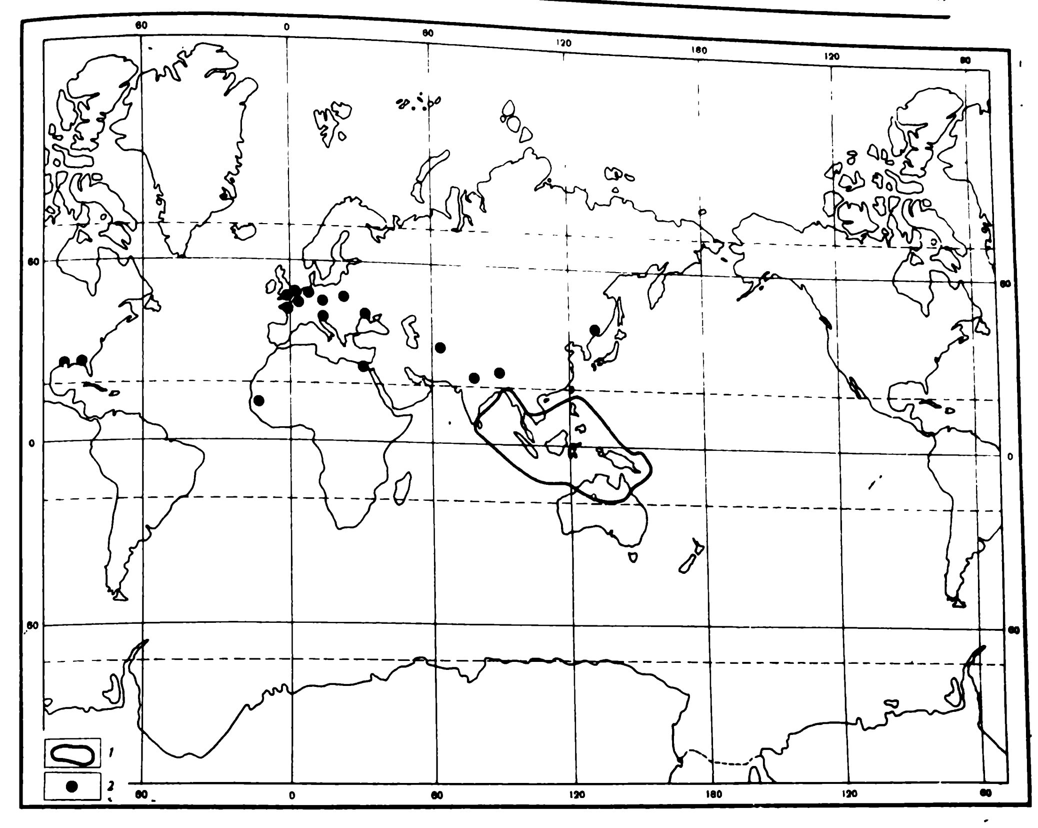


Рис. 25. Географическое распространение рода *Nipa*

1 — современный ареал *Nipa fruticans*; *2* — местонахождения ископаемых остатков (по Толмачеву)

la не известна из Восточной Азии — крупнейшего репозитория третичных реликтов мира. Во флоре миоцена Шантунга в Китае найдены листья ныне живущего американского вида *Foth. gardeni* (Ху и Чейни, 1940). В остальных отношениях эта миоценовая флора очень близка к нынешней флоре умеренной области Западного Китая. Отсюда можно заключить, как говорит Стеббинс (1947), что вымирание определенного вида на данном участке может произойти даже в случае, если флора в целом изменилась сравнительно мало.

Автор приводит еще один пример — род *Engelhardtia* из семейства Juglandaceae. Современное распространение этого рода — субтропическое и тропическое. Ныне этот род встречается преимущественно в Юго-Восточной Азии, а также на немногих ограниченных участках Мексики и Центральной Америки. Ископаемые плоды *Engelhardtia* издавна известны из нижнетретичных отложений

Европы и были найдены также в разных точках США, где их распространение ограничивается эоценом. Быть может, чаще всего остатки *Engelhardtia* встречаются в Сьерра-Неваде Калифорнии (Мак-Гинити, 1941), где они оказываются среди наиболее обыкновенных ископаемых эоцена. Плоды не известны севернее Айдахо, но листья, которые, быть может, принадлежат к растениям данного рода, были найдены в толще Кенай в Аляске (Холлик, 1936); это указывает на его возможное распространение в раннетретичное время далеко на север от нынешнего ареала.

Род *Juglans* в нынешней флоре представлен приблизительно 20 видами, большинство которых произрастает в Северной, Центральной и Южной Америке и Восточной Азии. Один вид, *J. regia*, имеет ареал, охватывающий Европу и Среднюю Азию. Распространение рода в прошлом было несравненно шире. Помимо отмеченных территорий, он существовал на Кавказе и даже в Африке. А. Н. Криштофович (1915) отмечает, что прежний ареал рода носил сплошной характер, а в настоящее время ареалы немногих существующих видов распределены как бы островами. Наблюдается сокращение не только ареала распространения рода, но и видового его разнообразия. Если теперь представлен лишь один вид рода, то в третичное время здесь произрастало не менее десятка видов, в том числе *J. cinerea* и *J. nigra* — основные североамериканские виды рода. В течение относительно непродолжительного времени значительно изменился ареал распространения *J. regia* в Европе. Здесь его нынешнее распространение ограничено южной частью Балканского п-ова. Ископаемые же остатки были найдены в Центральной Франции (миоцен, плиоцен), в Северной Италии, Германии, Провансе (постплиоцен) и даже в субфоссильном состоянии при свайных сооружениях Швейцарии. История серого ореха *J. cinerea* представляет весьма поучительный пример изменений ареала этого вида. В неогене (преимущественно, плиоцене) его ареал охватывал огромную территорию, которая включала Европу, Кавказ, Сибирь и Японию. Теперь его распространение ограничивается восточной частью Северной Америки.

Aesculus hippocastanum до последнего времени считался чисто европейским видом и в современном, и в прошлом своем географическом распространении. В ископаемой флоре Европы он прослеживается с миоцена. Он известен в плиоценовых флорах Германии и Польши. В естественных условиях произрастает ныне на Балканском п-ове (Южная Болгария, Северная Греция). Вне Европы до настоящего времени он отмечен лишь в чаудинских, нижнеплейстоценовых, отложениях Западной Грузии (Чочиева, 1965).

Случаи, подобные только что приведенным, по-видимому, указывают на ошибочность концепции, согласно которой в истории флор происходит нечто существенно отличное от процессов, совершавшихся в развитии фаун, а именно «поголовное перемеще-

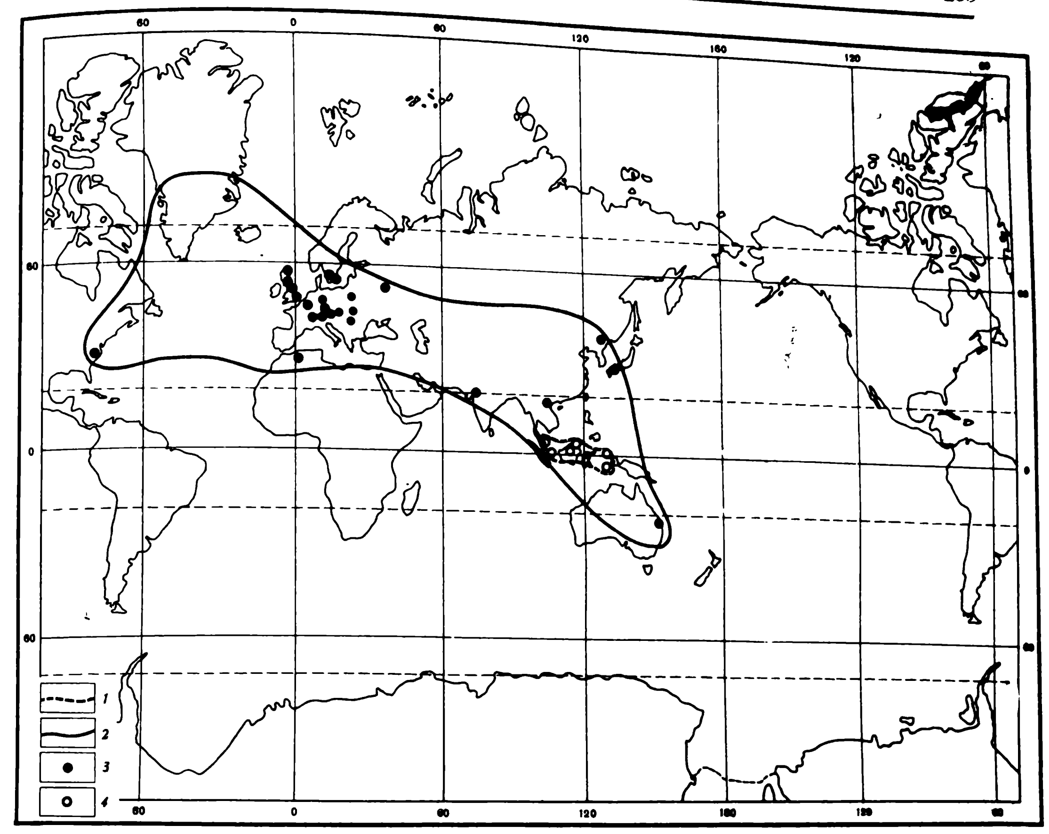


Рис. 26. Географическое распространение современных и ископаемых Matoniaceae

1 — граница распространения современных форм; *2* — граница распространения ископаемых форм; *3* — местонахождения ископаемых форм; *4* — местонахождения современных форм (по Мэгдефрау)

ние» целых флор в том или ином направлении, без существенного изменения состава этих флор.

Приведенные нами довольно малочисленные случаи сокращенных и разорванных ареалов нынеживущих форм растений вполне наглядно показывают правильность дарвинистского понимания процессов вымирания. Гораздо труднее, мы должны признаться, показать то же самое на примерах из отдаленного прошлого мира растений. Если разрыв во времени слишком велик, то недопустимо, на наш взгляд, высказывать даже предположения о ходе сокращения ареалов, ведущего к вымиранию группы.

Сошлемся на один пример. Нынешние роды *Matonia* и *Phanerosorus* (в каждом из них не более чем по два вида) произрастают в Южной Малакке, на островах Суматре, Борнео, Амбоине (Молук-

ки) и Вайгеон (к западу от архипелага Новой Гвинеи). Ископаемые же роды *Phlebopteris*, *Selenocarpus*, *Matonidium* и *Matoniella* от средней части позднего триаса (кейпера) до сеномана населяли гораздо более обширный ареал от восточной полосы Северной Америки и Южной Гренландии через Европу, Северную Африку, Индию, Восточную Азию до Австралии. Таким образом, общая площадь распространения нынеживущих и ископаемых матониацей, по Мэгдефрау (1956), охватывает ареал современных форм, который соответствует как раз небольшой экваториальной части первоначально столь обширного жизненного пространства (рис. 26). Принимая во внимание большой разрыв между сеноманом и современной эпохой, мы не можем на основе такого материала делать выводы о ходе вымирания этого семейства. К тому же филогенетические связи между мезозойскими и рецентными формами в данном случае представляются далеко не совсем ясными. Значит, надо пока воздержаться от заключения о причинах и условиях вымирания этой группы папоротников впредь до поступления новых данных по ее истории, в частности, о кайнозойских ее представителях.

КОНЦЕПЦИИ «РЕГИОНАЛЬНОЙ ЭКСТЕРМИНАЦИИ» «ГЕОФЛОР» И «ПОЛИХРОННЫХ ФЛОР»

Некоторые палеоботаники различают две формы вымирания или, как они выражаются, экстерминации, истребления: экстерминацию региональную и экстерминацию видовую (Рид, 1922). Региональная экстерминация ведет к уничтожению флоры данной области. Видовая же экстерминация заключается в уничтожении того или иного вида, место которого занимает другой, родственный вид. По Рид, полярная или циркумполярная флора в течение неогена мигрировала на юг под влиянием охлаждения климата в северном полушарии. Такое перемещение испытывали три ветви указанной флоры. Европейская ветвь была в конце концов полностью истреблена.

Эта концепция имеет до сих пор довольно широкое распространение среди палеоботаников. Хорошо известен ее вариант, согласно которому в течение третичного периода большая ветвь флоры перемещалась по территории нашей страны с северо-востока на юго-запад. Такая концепция заслуживает нашего внимания и должна быть здесь рассмотрена уже потому, что речь идет, конечно, не о миграции ассоциаций особей растений, подобной передвижению популяций некоторых высших животных, например наземных позвоночных, или насекомых, как саранча. Тут имеется в виду то, что мы теперь, пользуясь термином А. и Ж. Термье, называем про-

хорезом, т. е. изменение ареала вследствие отмирания растительной формации на одном его конце и нарастания этого ареала данной формации на его противоположном конце. Если такие изменения совершаются примерно в одном направлении, то ареал, как большое пятно, последовательно смещается в одну сторону. Такое понимание данной концепции, которое предполагало бы действительное передвижение растительных организмов, конечно, совершенно исключается. Следовательно, эта идея предполагает процесс вымирания растительных форм формации на данном участке и распространение этого процесса вымирания в определенном направлении.

С рассматриваемой концепцией связана идея так называемых полихронных (долговечных) флор. А. И. Толмачев (1953, стр. 118) ставит вопрос, «правильно ли само представление о полихронной флоре к а к о ф л о р е?» По словам этого автора, тут «флора становится чем-то очень растянутым, объединением населяющих громадное пространство различных ф л о р и с т и ч е с к и х к о м п л е к с о в, изменяющихся во времени как за счет вымирания одних и возникновения других видов, так и за счет изменений соотношений между видами, продолжающими существовать». Что касается же флор в собственном смысле слова, то, «находясь в состоянии непрерывного развития, изменения, о н и н е м о г у т б ы т ь п о л и х р о н н ы м и». Это суждение Толмачева о «полихронных флорах» мы считаем правильным. «Как правило,— продолжает этот автор (там же, стр. 118),— состав флоры быстро изменяется вследствие любых изменений географических условий: одни виды исчезают, другие сохраняются, но вступают в отношения с третьими, впервые появляющимися в данной стране». Отвергая понятие «полихронной флоры», Толмачев думает, что «вообще было бы правильнее говорить о п о л и х р о н н о м т и п е ф л о р» (во всех приведенных цитатах разрядка автора.— *Л. Д.*). Нам же кажется, что и такое понятие оказывается достаточно туманным; трудно представить себе, чем же отличаются флоры полихронного типа от других флор: все наземные флоры изменяются в своем составе, как это очень хорошо пояснил Толмачев, эти изменения зависят от экологической обстановки и ее изменений. По нашему мнению, понятие полихронного типа флор является полезным лишь как формула перехода от довольно сильно укоренившейся концепции полихронных флор к небытию таковой. Сторонники концепции полихронных флор думают, что изменение растительного мира Южной и Средней Европы в середине третичного периода заключалось в том, что флора полтавского типа «отступала» под давлением ставших для нее неблагоприятными условий и эту флору замещала мигрировавшая с востока тургайская флора. «Эта упрощенная схема,— по словам Толмачева (там же, стр. 119),— грубо искажает то, что происходило

в природе». Флора, создающаяся на месте отмирающей, никогда не будет повторением той, которая существовала ранее в другом месте. Отдельные более устойчивые элементы «старой» флоры всегда сохраняются на месте (либо в неизменном виде, либо как дочерние виды). Эта осторожная критика концепции полихронных флор, нам кажется, вскрывает некоторые недостатки данной концепции, но мы сильно сомневаемся в возможности сохранить эту концепцию хотя бы в исправленной и улучшенной форме. Нам непонятно, как можно, принимая дарвинистскую теорию эволюции, думать, что некое объединение флористических комплексов долго совершенно не изменялось или могло несколько изменяться лишь в рамках какой-то полихронной, долговечной, флоры. Если понятие «полихронных фаун» было бы просто абсурдным, то едва ли законы развития мира растений так далеки от законов развития мира животных, чтобы немыслимое для животных было бы законом для растений. Едва ли можно думать, что растительный мир был подчинен закону эволюции в существенно меньшей мере, чем животный мир.

Некоторые авторы, не употребляя термина «полихронные флоры», тем не менее придерживаются этой концепции, рассуждая о каких-то региональных флорах геологического прошлого, называя иногда их «геофлорами». Например, Д. И. Аксельрод (1950, 1956, 1958а) писал об «аркто-третичной» и «мадро-третичной» геофлорах. Аркто-третичная флора, по Аксельроду (1960), состояла из смеси умеренных хвойных и листопадных пород, ближайшие родичи которых встречаются в лесах таких областей Голарктики, как Западная Европа, Альпийский пояс, Северо-Восточная Азия, западная и восточная части Северной Америки. В течение ранней и средней частей третичного периода аркто-третичная геофлора соединяла все эти области. Антаркто-третичная геофлора в меловом периоде и палеогене покрывала, по словам Аксельрода (там же, стр. 270), «Антарктику и южные части Южной Америки и Новой Зеландии, развившись, по-видимому, на возвышенных территориях южных областей, из предковых тропических и краевых тропических группировок еще в домеловое время».

По нашему мнению, идея «полихронных флор» или «геофлор» есть традиционное, крепко укоренившееся старинное представление, нуждающееся, по меньшей мере, в решительной ревизии в свете дарвинизма. В этом представлении резко преувеличивается целостность и самостоятельность таких «флор» или «геофлор» за счет преуменьшения эволюции отдельных их компонентов.

Когда речь заходит о значительных перемещениях этих флористических комплексов на протяжении геологических веков, дело не может обойтись без идеи «региональной экстерминации», особенно в арьергардных частях ареалов. Так эти великие «флоры» совершают церемониальный марш в определенном направлении якобы вследствие определенно направленных изменений климата.

При этом значение межвидовых соотношений внутри этих марширующих комплексов практически пренебрегается как ничтожное и не влияющее на общий ход прохореза и эволюции. Возникает вопрос, можно ли такое представление примирить с дарвинистским или хотя бы даже с «неодарвинистским» (точнее, постнеодарвинистским) пониманием эволюционного процесса? Ответить нетрудно; конечно, нет. Трудно даже понять, как сторонники этой идеи объясняют эволюцию — видообразование и развитие более крупных таксонов. Этот вопрос, по-видимому, их не беспокоит: они считают возможным обойтись без него.

Однако далеко не все ботаники придерживаются этой концепции. А. С. Кэйн (1944, стр. 64) писал: «Известно, что эволюция может изменить толерантность без изменения морфологических особенностей вида... Однако едва ли можно представить себе такое же изменение целой ассоциации, т. е. что доминантные виды (эдификаторы) и многие связанные с ними виды будут эволюировать совместно и в том же самом направлении так, чтобы ассоциация сохраняла свою целостность как таковая и ныне продолжала бы существовать в другой обстановке». Еще раньше Г. Л. Мейсон (1934) находил вполне возможным, что с течением времени и путем своего эволюционного развития виды изменяются, приспосабливаясь к варьирующим климатическим условиям. Однако поскольку каждый вид реагирует на один и тот же стимул по-своему и различные виды ассоциации подвергаются воздействию в разных точках своих физиологических лимитов относительно данного конкретного стимула, весьма невероятно, чтобы ассоциация как таковая могла бы продолжать существование во времени как целое.

Существует ли в палеозоологии и истории животного мира представление, аналогичное концепции «полихронных флор»? Считаем отрадным фактом, что на этот вопрос можно ответить отрицательно. Издавна существует понятие персистентности, или панхронизма (см., например, Лорансьо-Виейра и Лорансьо, 1963). О так называемых персистентных, или панхроничных, формах речь идет особо — в другой главе этой книги. Но тут мы должны подчеркнуть, что сторонники идеи персистентности, или панхронизма, органических типов имеют в виду отдельные формы, представителей единичных филогенетических линий, а вовсе не целые ассоциации, биоценозы. Между тем в мире животных можно указать экологические ассоциации, которые должны были бы подчиняться по существу тем же закономерностям, что и так называемые полихронные флоры. Если высшие растения существенно отличаются по образу жизни и отношению к субстрату от подвижных животных, наземных и водных, то ведь сидячий животный бентос по своей прикрепленности довольно сходен с лесами. В прикрепленном бентосе могли бы существовать, с точки зрения приверженцев идеи «геофлор», своего рода «полихронные геофауны».

Но о таких идеях, к счастью, пока не слышно. А ведь морская среда, где живут сидячие «ассоциации», в целом менее изменчива, чем среда лесов и других растительных ассоциаций суши.

Таким образом, ни идея полихронных флор, ни связанная с ней идея «региональной экстерминации» не соответствуют процессам, реально происходившим в развитии растительного мира. Массовая одновременная экстерминация может охватывать относительно ограниченные участки, например при извержении вулканов, когда лавовые потоки и отравляющие газы могут быстро уничтожить всю растительность данной местности. Но широкие региональные экстерминации, понимаемые в духе некоторых ботаников и палеоботаников, являются плодом фантазии.

О живучести идеи полихронных флор свидетельствует и то, что некоторые биологи, не работающие в области изучения растений, говорят о таких флорах с полной уверенностью. Так, Ю. М. Оленов (1961, стр. 142) утверждает, что «фазы орогении вызывают лишь отступление одних форм и выдвижение других, перестановки, передвижки, образование новых комплексов, т. е. обусловливают в исторически чрезвычайно краткие сроки изменения ценотических отношений». «Так создаются новые полихронные флоры, — заключает автор (там же), — сохраняющиеся десятки миллионов лет». Это значит, что, по Оленову, «полихронные флоры» формируются лишь вследствие орогенетических движений и притом чрезвычайно быстро, а возникнув таким путем, «полихронные флоры» сохраняются на протяжений десятков миллионов лет.

Если во время «орогенетических фаз» происходят лишь передвижки форм без образования таковых, а затем ассоциации этих форм, «полихронные флоры», сохраняются нерушимо на протяжении миллионов лет, то когда же совершается настоящая эволюция, филогенетическое развитие растений, входящих в состав такой «полихронной флоры»?

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ О ВЫМИРАНИИ РАСТЕНИЙ И ЕГО ПРИЧИНАХ

Здесь будет уместным высказать некоторые общие положения о процессах вымирания растительных форм и их групп, об условиях, в которых протекали эти процессы, и их основных причинах.

1. Обзор геохронологического распределения главных таксонов мира растений суши показал нам, что переломные моменты в истории растений, как правило, отнюдь не совпадают с таковыми в истории животного мира. Новейшие данные палеонтологии не подтверждают полностью того обобщения, которое нередко пони-

малось как «закон упреждения эволюцией растений эволюции животных». Этот закон мыслится как действующий в историческом развитии наземной жизни (см., например, Готан, Вейланд, 1964). Однако в развитии живой природы не было строгой последовательности, предполагаемой таким законом. Для проблемы вымирания особенно важно то, что главнейшие моменты смен в животном мире не совпадали с таковыми в развитии мира растений. Этот бесспорный факт сразу сметает все «теории вымирания», базирующиеся на «ударном», катастрофическом действии любых предполагаемых изменений в теллурических и экстрателлургических физических и химических условиях. Только склонность некоторых исследователей ограничиваться при поисках факторов вымирания лишь какой-то одной частью великого биоса, игнорируя всю остальную массу органического мира, позволяла этим ученым видеть в том или ином облюбованном факторе основную причину вымирания видов и более крупных таксонов органического мира.

2. Палеоботанический материал показывает, что, несмотря на все трудности расшифровки палеобиологической летописи, многие основные группы растений в своем историческом развитии проходили раннюю стадию постепенного развертывания, затем стадию расцвета и экспансии и, наконец, стадию более или менее медленного, а иногда и довольно быстрого заката. Мы видели, что так называемые «фаунистические разрывы» — плод воображения некоторых ученых; их в действительности не было, и данные исторического развития животного мира опровергают их. То же самое можно сказать и о развитии растительного мира; в нем не было «флористических разрывов».

3. Сказанное в предыдущих параграфах отнюдь нельзя понимать как отрицание переломов или, если угодно, революций в растительном мире. Однако эти революции каждый раз были подготовлены всем предыдущим развитием живой природы. Эти революции нельзя понимать по Криштофовичу (1950, стр. 25), который, как ему казалось, предвидел то будущее, «когда новая к л и м а т и ч е с к а я п е р т у р б а ц и я з е м н о г о ш а р а изменит условия установившихся с ледникового века географических зон и создаст новые территории, свободные для заселения» (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*).

4. В мире растений господствует вытеснение менее совершенных форм более совершенными. Отстающие группы вытеснялись теми растениями, которые осуществили важные достижения прогрессивного значения. Так, Prototaxitaceae были постепенно замещены сосудистыми растениями суши, псилофиты — более высоко организованными споровыми растениями, Lepidodendraceae были вытеснены более совершенными древесными растениями и т. д. Мэгдефрау (1953) писал, что победоносная экспансия сосудистых в широком смысле растений в раннем девоне была облегчена

двумя гистологическими и двумя биохимическими «изобретениями»: сосудистых пучков и устьиц, с одной стороны, и лигнина и кутина — с другой. Тот же автор указывал, что образование вторичной древесины у некоторых среднедевонских, особенно же позднедевонских, форм означало значительный эволюционный прогресс. Хотя лепидофиты карбона жили в условиях болотистых пространств, они все же имели ксероморфное строение, что объясняется низким уровнем развития тканей, проводящих воду в стволе: в связи со слабым развитием ксилемы водоснабжение листьев было относительно слабым, что и вело к ксероморфии. Тот же автор, как уже говорилось, указывал на признаки превосходства каламитов над более древними археокаламитами: первые обладали более совершенной системой проводящих тканей, обеспечивавшей более равномерное водоснабжение. У лептоспорангиатных папоротников имеются приспособления к быстрому опоражниванию спорангиев и разбрасыванию спор, чего не было у эвспорангиатных папоротников, господствовавших в палеозое, но затем отошедших на второй план. Для того чтобы подобные усовершенствования («изобретения») вели к вытеснению отстававших конкурентов, требовалось, конечно, много времени. И в некоторых условиях среды «отстающие» могли все же выживать долго, даже до нашего времени.

Очень часто справедливо отмечалось прогрессивное значение семенного размножения по сравнению со споровым. Замечательный американский палеоботаник-дарвинист Э. У. Берри (1920, стр. 335) считал возникновение семян чрезвычайно большим шагом вперед, «огромным преимуществом». Достижение эволюцией некоторых голосеменных растений уровня покрытосеменности обусловило их успех в вытеснении других отстающих голосеменных. Б. А. Келлер (1951, стр. 343) правильно указывал признаки высокой организации покрытосеменных по сравнению с голосеменными; это касается как органов воспроизведения, так и органов вегетативных. Такими достижениями покрытосеменным была обеспечена широкая экспансия в те экологические области, куда не могли проникать голосеменные. Кроме того, эти преимущества покрытосеменных ставили их в выгодные условия в борьбе за существование и на тех пространствах, где произрастали голосеменные. Огромное значение в вытеснении покрытосеменными менее высоко организованных растений имела способность двойного оплодотворения.

5. Географическое распространение многих видов и родов растений в настоящее время показывает, что их ареалы представляют собой лишь остатки прежних несравненно более обширных. В одних случаях можно говорить все же о довольно обширных, хотя и остаточных ареалах. При этом нередко оказывается, что такой остаточный ареал находится полностью в одной определенной климатической зоне (чаще всего, тропической, хотя иногда умеренной).

А так как растения, произрастающие только в определенной климатической зоне, например, тропической, связаны с ней условиями, потребными им для нормального развития, трудно ожидать, что эти растения вполне толерантны также и в отношении условий иных зон. Кроме того, вполне возможно, что, по крайней мере, в некоторых случаях такие обитатели рефугиальных участков являются потомками тех представителей данного рода, которые жили именно в такой среде, при таких климатических условиях. Представители исстари тропической ветви едва ли проявят толерантность к более умеренному климату. Такую толерантность проявляют, вероятно, те обитатели тропиков, которые вошли туда сравнительно недавно и еще не утратили способность произрастать и размножаться при более низких температурах. Однако такие случаи, вероятно, представляют относительно редкое явление.

Кроме обитателей сравнительно ограниченных областей, существуют формы, живущие на небольших, географически более или менее обособленных участках, на островах или чаще на территориях, отделенных от соседних участков данного материка более или менее высокими горными сооружениями. Это настоящие реликты. Ареал распространения реликтов зачастую бывает разорванным. Это обычно является прямым указанием на то, что данная форма представляет собой вымирающий реликт. Такой «узор» вымирания, конечно, подтверждает дарвиновскую концепцию процесса вымирания видов и более крупных таксонов: оно не охватывает сразу весь ареал обитания формы, который почти всегда сначала испытывает сокращение, а популяции соответствующего вида претерпевают поредение, ведущее к исчезновению.

6. Нынешний ареал распространения того или иного растения или более или менее крупного таксона не может считаться универсальным ключом к познанию экологических потребностей, в частности — климатической приуроченности древних вымерших форм того же самого таксона. Такие заключения несут в себе опасность, особенно большую, когда нынешний ареал является реликтовым или рефугиальным и по тем или иным причинам оказавшимся в определенной климатической зоне.

7. Попытку некоторых ботаников и палеоботаников признавать два типа процессов вымирания — видовую экстерминацию и региональную экстерминацию — надо признать неудачной и вносящей только путаницу в изучение проблемы вымирания растений. Вымирание не может сразу охватывать обширные области со всем их растительным населением: ни одного установленного случая региональной экстерминации наука не знает. Массовое уничтожение всех или большинства растений, произрастающих совместно, возможно лишь на относительно небольших участках вследствие стремительных катастроф, как извержение вулкана, внезапное наводнение и другие, им аналогичные.

Изменение климата никогда не было столь внезапным на обширном пространстве, чтобы оказался невозможным постепенный прохорез относительно теплолюбивых или влаголюбивых форм к той периферии ареала, где условия климата оставались терпимыми для большинства растительной ассоциации. Представления о полихронных (или панхронных) флорах или геофлорах всегда связаны с катастрофистскими представлениями о постоянстве видов всей ассоциации данного флористического комплекса, который может либо существовать в полном своем составе, либо погибнуть опять-таки в полном составе. В действительности каждый вид данной формации, например леса, имеет свои собственные потребности, не полностью совпадающие с потребностями других видов той же ассоциации, свой экологический диапазон, а потому эволюцию видов данного комплекса и их вымирание нельзя мыслить как единый общий процесс.

Примечательно, что исследователи современного и ископаемого животного мира не высказывают аналогичных представлений о прохорезе, развитии и вымирании ассоциаций животных даже в отношении морского сидячего бентоса, который по неподвижному существованию взрослых особей аналогичен растительным ассоциациям наземных пространств. «Геофлоры» или «полихронные флоры» — пережиток додарвиновских концепций в мышлении некоторых ботаников и палеоботаников. В изучение же вопросов вымирания растительных форм и их групп они вносят путаницу.

РАЗДЕЛ СЕДЬМОЙ

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ «ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РАЗРЫВЫ» В ИСТОРИИ БИОСА И ИХ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

ТАК НАЗЫВАЕМЫЕ «ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РАЗРЫВЫ»

В специальной геологической и палеонтологической литературе часто приходится читать, что между большими единицами геологической хронологии, особенно между периодами, наблюдаются резкие разрывы в истории биоса: в конце каждого периода, несколько менее резко в конце каждой эпохи, происходило более или менее массовое вымирание органических форм, а в начале следующего периода или следующей эпохи появлялись совершенно новые крупные таксоны животного и растительного мира.

Преимущественно в течение первой половины прошлого века европейские геологи вводили, одну за другой, различные геологические системы, иногда называя их формациями. Нелегко понять, почему на границе между двумя смежными во времени периодами обязательно должна была совершаться резкая перемена в биосе морей и суши. Ведь эти системы устанавливались на основе лишь чрезвычайно ограниченных материалов, неполно изученных лишь на немногих маленьких клочках земной поверхности; если даже мы произвольно примем, что вся история органического мира делится на десяток или более резко очерченных этапов, можно ли думать, что как раз те периоды, которые были выделены пионерами исторической геологии, оказались почему-то строго соответствующими «естественным» геохронологическим единицам, каждая из которых представляет законченный этап в развитии биоса? Такое представление можно, по нашему мнению, назвать наивно катастрофистским.

Странно думать, что вся история органического мира должна делиться на определенное число замкнутых в себе циклов развития. Ведь если такие циклы и существуют для всего органического мира, то их границы могли оказаться не на случайно намеченных рубежах геологической истории земной поверхности, но также и на любых других уровнях стратиграфической колонки.

Тем не менее это примитивное представление благополучно дошло до наших дней — его усиленно защищают некоторые крупные геологи и палеонтологи. Здесь мы видим одно из разительных подтверждений того, что еще Дарвин называл «великой силой мизрепрезентации», т. е. извращения действительности в сознании ученых или — шире — силы традиции в науке.

В этой книге рассматриваются многочисленные факты, с которыми указанные представления находятся в вопиющем противоречии. Впрочем, в то же время мы считаем нужным подчеркнуть, что перевороты в историческом развитии органического мира, несомненно, существовали: и эти перевороты были связаны с развитием «нового» и вытеснением «старого». Однако это были перевороты

совершенно иного характера, они не имели ничего общего с теми на словах революционными, в действительности же вымышленными пертурбациями, которые постулировались и постулируются некоторыми учеными. Переломы и перевороты, действительно происходившие в развитии живой природы, были связаны с возникновением «нового», которым вытеснялось «старое», как об этом писал Ковалевский.

Здесь мы рассмотрим вопрос о таких допускаемых многими исследователями «революциях» в истории органического мира. Постараемся проверить обоснование отдельных крупных «переворотов». Они теперь часто называются немецкими исследователями «фаунистическими разрывами»: так мы вынуждены переводить немецкий термин Faunenschnitt.

Мы, однако, не можем в этой книге проанализировать с одинаковой детальностью все упоминаемые в литературе «фаунистические разрывы». Более подробно остановимся на некоторых из них, особенно подчеркиваемых нынешними сторонниками катастрофистских построений; остальные же затронем лишь кратко и в самой общей форме. Заметим, кстати, что выражение «фаунистический разрыв» во всяком случае неточно, потому что оно незаслуженно игнорирует весь растительный мир.

Крупнейший знаток геологической истории органического мира и в то же время едва ли ни самый видный неокатастрофист Шиндевольф (1960), развивая свою уже рассмотренную нами теорию фаунистических разрывов (почему-то и он предпочитает говорить именно о разрывах в истории фаун, оставляя в стороне флоры), указывает, что в развитии животного мира было три крупнейших разрыва: первый — на границе докембрия и кембрия, второй — на границе между палеозоем и мезозоем и третий — на границе между мезозоем и кайнозоем. Эти три особенно резких и глубоких разрыва охватили, по Шиндевольфу, все жизненные пространства земного шара: моря, сушу, пресные воды, даже воздух, всюду вызывая коренную смену фауны.

Так как сами неокатастрофисты выделяют на основании анализа исторического развития органического мира и геологической истории земной коры как важнейшие, главные эти три момента, мы считаем целесообразным сравнительно подробно остановиться именно на них. Однако в то же время мы должны уделить особое внимание также и вопросу о «разрыве» между силуром и девоном — этот геологический момент тоже представляется некоторым ученым временем внезапного и массового вымирания ряда важнейших групп органических форм.

О БИОИСТОРИЧЕСКОМ РАЗРЫВЕ НА ГРАНИЦЕ ДОКЕМБРИЯ И КЕМБРИЯ

«Фаунистический разрыв» перед началом палеозоя привлекал внимание многочисленных исследователей. Этот вопрос затрагивается в сотнях работ, опубликованных за последние десятилетия.

Проведение стратиграфических границ всегда представляет более или менее значительные трудности. Но установление рубежа между докембрием и кембрием связано с особыми затруднениями принципиального характера. Ведь мы привыкли думать, что первое появление в геологической летописи обильных остатков древних животных означает начало кембрийского периода, первого периода палеозойской эры. Ниже подошвы кембрия находки фаунистических остатков, как это всегда постулируется, могут быть лишь чрезвычайно скудными. Поэтому считалось, что нижнюю границу кембрия нельзя (принципиально невозможно) отбивать по палеонтологическим признакам подстилающих отложений, по находкам животных остатков в нижележащих пластах. Тут мы были вынуждены руководствоваться признаками отрицательного характера — отсутствием ископаемых остатков в слоях древнее нижнего кембрия. Отсутствие же ископаемых остатков, конечно, может зависеть от разных причин. Оно далеко не обязательно указывает на то, что там, где отлагались соответствующие осадки, не было жизни и что ее не было также в водной массе над соответствующим участком морского дна. Следовательно, немая толща, лежащая под слоями, охарактеризованными наличием остатков самых древних из всех известных нижнекембрийских животных, в тех или иных точках тоже вполне может оказаться нижнекембрийской.

Мы не будем подробно рассматривать здесь вопрос о причинах отсутствия или редкости остатков тел животных в толщах ниже кембрия. Это вопрос очень важный и для геологии, и для палеобиологической истории живой природы. Однако он требует специального рассмотрения и анализа многочисленных данных.

Отметим только, что ему уделяется большое внимание во многих новейших исследованиях.

За последние полтора-два десятка лет достигнуты большие успехи в изучении органических остатков самых низов кембрия и верхов докембрия. Очень много сделано в данном направлении в нашей стране. Об этом свидетельствуют сообщения, сделанные многими советскими специалистами на совещаниях, проведенных в Новосибирске в 1962 и 1965 гг. Хорошая сводка работ по этой проблеме была дана в статьях А. А. Шевырева (1962, 1967). Считаем нужным коснуться некоторых из важнейших результатов этих исследований в связи с вопросом о «внезапном вымирании» одних

групп и якобы внезапном появлении других на границе докембрия и кембрия.

Однако воздержимся от употребления новых стратиграфических терминов, которыми различные исследователи по-разному обозначают пограничные толщи докембрия и кембрия, в частности толщи верхнего протерозоя (синий, рифей и т. д.). Позволим себе также заметить, что так называемая вендская система, ныне понимаемая некоторыми учеными как самый древний докембрийский член палеозойской группы (Соколов, 1962б; Келлер, Соколов, 1962), пока еще не может считаться общепринятой в мировой геологической литературе. Надо также принимать во внимание, что всюду и везде «докембрий» понимается как «допалеозой». Поэтому употреблять слово «докембрий» в каком-то ином смысле едва ли целесообразно: такое словоупотребление усложнило бы взаимопонимание исследователей, работающих в разных странах, и не имеет преимуществ перед старым, общепринятым содержанием этого термина. Итак, в дальнейшем мы будем относить так называемый венд и предполагаемые его стратиграфические аналоги к докембрию в смысле допалеозоя.

К самым верхам докембрия относят слои песчаников (частично кварцитизированных) холмов Эдиакары в Южной Австралии, прославившиеся своими замечательными окаменелостями. Первая находка ископаемых была сделана здесь Р. Ч. Спригтом в 1947 г. Отнесение этих отложений к докембрию теперь ни у кого не вызывает сомнений. Заслуга детального изучения этих остатков животной жизни древнее кембрия принадлежит профессору Аделаидского университета М. Ф. Глесснеру и его сотрудникам. Здесь были добыты многие сотни образцов. Всего тут определено 25 видов (Глесснер, Уэйд, 1966). В высшей степени примечательно, что все животные, остатки которых сохранились в эдиакарских песчаниках, были мягкотелыми организмами. Тут найдено много отпечатков медузоидных кишечнополостных — 13 видов, принадлежащих не менее чем к 11 родам, а также 4 вида, принадлежащих, вероятно, к отряду Pennatulaceae из восьмилучевых кораллов (Глесснер, 1957, 1958, 1961, 1962; Глесснер, Уэйд, 1966), 5 видов червей Annelida и, наконец, три формы, совсем не похожие на каких-либо представителей типов, известных в более молодых отложениях. Некоторые из организмов эдиакария—так называют эту толщу французские исследователи (Термье, 1960)—имели в своих мягких тканях иглы, или спикулы, из карбоната кальция. И тем не менее то время, когда жили эти организмы, Глесснер (1961, стр. 73) считает возможным называть «веком медуз». Все они жили, конечно, в море, причем одни из них ползали по дну на небольшой глубине, а другие принадлежали к планктону или даже к нектону. Их отпечатки или отливы сохранялись на поверхности морского песка и теперь дают нам некоторое представление об ассоциациях существ, живших в

эдиакарском периоде. Впрочем, термином «медузы», как отмечает Глесснер (там же), обозначаются многочисленные весьма разнообразные формы, наиболее обычные из которых принадлежат к типу кишечнополостных. Ни одна из докембрийских медуз не может быть с полной уверенностью отнесена к ныне живущим отрядам. «Морские перья» Эдиакары, по словам Глесснера, сравнительно мало отличаются от ныне живущих Pennatulacea по тем признакам, о которых позволяют нам судить ископаемые отпечатки.

Самым поразительным и неожиданным, как говорит Глесснер, было открытие в эдиакарской фауне рода *Rangea*, который ранее был обнаружен в Южной Африке, в кварците Куибис системы Нама (Глесснер, 1963). Рангеа довольно близка к современному морскому перу рода *Pennatula*. Род *Charnia*, принадлежащий, возможно, к той же самой группе, представлен как в толще эдиакария, так и в докембрии Чарнвуд-Фореста, в Англии. *Spriggina floundersi* характеризуется узким, весьма гибким телом, с подковообразным головным щитом и примерно 40 боковыми выступами (параподиями), которые на своих дистальных концах заканчиваются игловидными волосками. В эдиакарском местонахождении наиболее обильно представлен род *Dickinsonia*, принадлежащий, по-видимому, к аннелидам. Совершенно загадочно таксономическое положение рода *Parvancorina*, представители которого имели щитовидные тела овального очертания, с якоревидным гребнем в средней части.

Мы упомянули лишь очень немногие формы из числа составляющих эдиакарскую фауну. Перечень ее членов продолжает возрастать по мере дальнейших поисков и изучения находимых материалов.

Особенно важно, что характерные и достаточно своеобразные формы эдиакария обнаруживаются в верхнем докембрии различных стран: Южной Австралии, Юго-Западной Африки, Великобритании и др. Глесснер (1959) высказал вполне вероятное предположение, что кварциты Эдиакары соответствуют, судя по палеонтологическим данным, кварциту Куибис в Африке и докембрию Чарнвуд-Фореста в Англии. Вполне возможно, что аналоги этих толщ обнаружатся также и в Северной Америке, где медузоидные ископаемые указываются из альгонка Большого Каньона в Аризоне.

Однако еще более ценными представляются нам сведения, сообщаемые исследователями докембрия СССР.

Характерные элементы эдиакария встречаются в венде и толщах, которые некоторыми нашими исследователями считаются аналогами венда. Б. М. Келлер и Б. С. Соколов (1962) утверждают, что аналоги венда отчетливо выделяются в Норвегии (верхний спарагмит), Гренландии, Аппалачах, хребте Уосеч на западе США, в Юте, Неваде, Африке и Австралии. В фауне венда видное место занимают рангеиды (*Rangea*, *Charnia* и др.), которые обнаружены и в Сибири,

затем своеобразные сцифозои и другие пелагические группы, трилобитообразные организмы, черви и различные проблематические формы животного и растительного происхождения. Соколов (1965б) приравнивает венд эдиакарию и эокембрию других авторов. Он начался, по словам этого ученого, примерно 670—750 млн. лет тому назад, а закончился около 550 млн. лет назад, к началу кембрийского периода. Характерная особенность вендского фаунистического комплекса заключается, как говорит Соколов (там же, стр. 5), в том, что он «известен нам практически только по отпечаткам или слепкам». Достоверные покровные скелетные образования, как правило, не встречаются. Многочисленны следы жизнедеятельности мягкотелых организмов. Поэтому, как подчеркивает Соколов, вендские отложения являются чрезвычайно важным объектом палеоихнологических исследований. В венде-эдиакарии, по Соколову, теперь известны, кроме уже упомянутых групп, также членистоногие; некоторые остатки приписываются предположительно моллюскам, иглокожим и даже погонофорам. Систематическое положение Rangeida нельзя считать установленным. На территории СССР обнаружено немало примечательных остатков организмов, в том числе и медузоидных форм (Соколов, 1965а). Однако формы эти пока еще мало изучены. По В. В. Миссаржевскому и А. Ю. Розанову (1965), в вендских отложениях центральных районов Русской платформы обнаружены также конодонты и некоторые другие остатки, природа которых, очевидно, пока не выяснена. И. Т. Журавлева (1965) упоминает указания на находки в докембрии археоциат, но отмечает, что достоверных археоциат в докембрии мы пока не знаем. По ее мнению, естественно предположить, что первые археоциаты существовали, скорее всего, как бесскелетные формы.

Из всего сказанного следует сделать вывод, что вендский, или эдиакарский, период, непосредственно предшествовавший кембрию, характеризуется наличием и даже, можно сказать, обилием бесскелетных, мягкотелых морских животных, представлявших тогда большое разнообразие.

Чрезвычайно знаменательны две особенности вендских комплексов: почти полное отсутствие скелетных животных организмов и необычайное обилие палеоихнологических остатков. Это был век господства мягкотелых пелагических и бентонных морских форм и притом век условий, исключительно благоприятных для сохранения отпечатков и слепков этих мягкотелых животных. Тут уж никак нельзя уклониться от заключения, что в венде, или эдиакарии, резко преобладали мягкотелые животные организмы, что в водной массе морей, так же как и на их дне, было сравнительно очень мало хищников, способных нападать на таких животных, которые были лишены защитных покровов, даже на животных, представлявших собой едва ли не железобразную массу. Кроме того, на дне не было или было очень мало трупоядных животных и других консументов

органического вещества мертвых животных как бентонных, так и пелагических.

Именно отсутствие таких консументов или их малочисленность были необходимым условием богатой, обильной жизни венда, о чем свидетельствуют находки, ныне известные уже на всех материках, кроме Антарктиды. Но такое положение не могло удерживаться неопределенно долго: хищники, однажды появившись, должны были достаточно быстро эволюировать и расселяться. Они должны были встретить обильную и доступную им пищу: экогенетическая экспансия хищных, в широком смысле, животных, а также, вероятно, всевозможных паразитов, положила конец царству животных бесскелетных и потому особенно доступных для хищников венда.

Это был, без сомнения, переворот, но такая революционная перемена не была мгновенной даже в геологическом смысле этого слова.

До сих пор очень широко распространено мнение, что начало раннего кембрия характеризуется первым массовым появлением животных со скелетом (см., например, Олли, 1962; Спижарский, 1962; Соколов, 1965а, б; Миссаржевский, Розанов, 1965). Однако исследованиями последних лет достаточно твердо установлено, что в самых древних отложениях нижнего кембрия отнюдь не появляются сразу все группы животных, характерные для этого отдела. В частности, бесспорные трилобиты в самых низах нижнего кембрия, очевидно, отсутствуют, что и дает специалистам основание говорить о дотрилобитовых или бестрилобитовых отложениях низов кембрия (Миссаржевский, Розанов, 1965; Мешкова, 1965; Миссаржевский, 1965; Соколов, 1965а). Указание К. В. Радугина (1965) на наличие «в самом начале раннего кембрия» таких далеких друг от друга трилобитов, как крупные оленеллиды и безглазые мелкие эодисциды, касается, по-видимому, отдельных разрезов, где самые древние горизонты нижнего кембрия отсутствуют. Во всяком случае, этому указанию противостоят категорические утверждения многих других исследователей. Так, Соколов (1965а) заявляет, что экспансии трилобитов в раннем кембрии, несомненно, предшествовало время широкого распространения древнейших организмов, обладавших скелетами («скелетообразующих»), и что это время было поствендским. Этот автор говорит, что аналоги таких дотрилобитовых отложений нижнего кембрия выделяются на всех континентах. По его словам, на Русской платформе эти отложения, составляющие балтийскую серию, содержат остатки самой древней фауны с хорошо сохранившимися скелетными образованиями. Миссаржевский и Розанов (1965) отмечают, что отложения самого нижнего кембрия, не содержащие трилобитов, прослежены во всех основных разрезах кембрия различных частей земного шара. Мешкова (1965) пишет, что бестрилобитовые толщи самых низов

нижнего кембрия содержат сходные по всему свету комплексы окаменелостей — археоциат, плеченогих, брюхоногих, хиолитов, губок и форм неясного таксономического положения.

К этому следует добавить, что у нас нет оснований предполагать одновременное, в геологическом смысле, появление всех «скелетных» организмов раннего кембрия. К тому же отдельные группы появились, вероятно, еще до начала кембрия, но не получили тогда широкого распространения. Вполне возможно, например, что погонофоры содержатся и в вендских, и в нижнекембрийских отложениях (Соколов, 1965а). Соколов (1965б) справедливо писал, что фауна кембрия, несомненно, тесно связана с фауной венда — эдиакария. Таким образом, «пропасть» между докембрием и кембрием существенно сокращается.

Здесь уместно поставить вопрос: как же обстояло дело с биосом времен, предшествовавших венду — эдиакарию? Следует отметить, что за последние годы значительно расширились познания специалистов в области жизни протерозоя. Этим мы обязаны, с одной стороны, введению совершенных методов извлечения остатков из пород, а с другой—энергичному развитию исследований докембрийских толщ, особенно в нашей стране. Отметим лишь некоторые самые общие результаты этих исследований.

Проведение границы между вендом — эдиакарием и более древними отложениями представляет огромные трудности, которые пока еще далеко не преодолены. Собственно говоря, мы отнюдь не можем считать доказанной сколько-нибудь точную эквивалентность венда и эдиакария. Однако нет сомнений в том, что многие исследователи как в нашей стране, так и за рубежом достигли выдающихся успехов в изучении жизни довендских времен.

По крайней мере, в позднем довендском протерозое широкое распространение получили многие растения, по-видимому, водоросли. Докембрий, по словам Б. В. Тимофеева и В. А. Рудавской (1965), был временем господства водорослей. Эти ученые находят, что наибольшее распространение в венде и позднем рифее имели синезеленые водоросли, затем, по-видимому, бурые. Было много своеобразных планктонных форм — сфероморфид. Примечательно, что, по словам этих авторов, сфероморфиды представлены однослойными оболочками «из органической материи». И несмотря на такой состав оболочек, они сохранились в массовых количествах (Тимофеев, 1966).

Таким образом, самые общие черты истории жизни древнейших морей свидетельствуют о значительной постепенности в развитии биоса, а также о вытеснении групп, занимавших некогда господствующее положение, другими, позднее распространившимися. Такие события, конечно, можно считать переворотами, но, поскольку эти перевороты вызывались преимущественно противоречиями внутри биоса, они не имеют ничего общего с теми «револю-

циями», в которые верили катастрофисты и до сих пор верят неокатастрофисты.

Ученые — геологи и палеонтологи — исходили из произвольного постулата о том, что в начале кембрия «скелетная» фауна появилась сразу во всем своем разнообразии. Поэтому предлагались всевозможные объяснения внезапного, драматического появления одновременно в самом начале кембрия разнообразных форм, обладавших скелетными образованиями, способными сохраняться в ископаемом состоянии. В представлении этих ученых мир докембрийский отделен от кембрийского непроходимой пропастью. По этому поводу К. В. Радугин (1965, стр. 11) вполне справедливо недоумевал: «Когда же возникла разделяющая их пропасть? Или может быть это произошло по щучьему велению на границе кембрия и докембрия?»

Так, П. Э. Клауд (1948) высказал мнение, что внезапное появление в кембрии разнообразных беспозвоночных имело своей основной причиной «взрывную», или эксплозивную, эволюцию. Это, по-нашему, есть попытка объявить ничем не доказанное внезапное появление кембрийской фауны зависевшим от фактора, суть которого непостижима. В самом деле, возникновение разнообразной фауны морей кембрия через одновременную мгновенную «эволюцию» — прыжок из небытия — совершенно непонятно и не могло произойти в результате действия естественных причин.

Д. Никол (1966) предложил новое оригинальное толкование причин этого воображаемого события. Он верит в то, что нередко называется законом Копа. Согласно этому закону, в филогенетическом развитии животных (и растений) происходит возрастание величины тела. Скелет появлялся, по Николу, лишь по достижении в процессе филогенеза относительно крупной величины тела беспозвоночного животного — примерно 15 *см* в поперечнике.

Малая величина докембрийских животных была главной причиной того, что они не имели хорошо развитых раковин или скелетов. Существовали тогда, несомненно, организмы с кутикулярным покровом, и, быть может, немногие протисты имели уже раковины или скелеты, но из-за слабого развития таких образований они не могли переходить в ископаемое состояние. Преследование со стороны хищных животных, по Николу, могло иметь лишь относительно второстепенное значение в эволюционном развитии раковин или скелетов. Никол думает, что скелет появился раньше у одиночных животных, как трилобиты, плеченогие и моллюски, чем у колониальных. Итак, величина тела — главный биологический фактор, ведущий к формированию хорошо развитых скелетов или раковин у морских беспозвоночных; эти твердые образования возникли в результате увеличения тела согласно так называемому закону Копа.

Однако «закон Копа», если он понимается как некая тенденция, не зависящая ни от каких естественных причин, отвергается всеми естествоиспытателями как мистическая концепция. Если же филогенетическое увеличение тела рассматривается как явление, причины которого познаваемы (приспособление к условиям существования, процесс, зависящий от питания и различных экологических факторов), то этот процесс не может вызывать автоматически образование скелета, формирование которого должно было находиться под контролем естественных факторов.

Наконец, невозможно понять, почему Никол оставляет без внимания факты наличия остатков мелких организмов с хорошо развитым скелетом и в очень древних, и в молодых отложениях и почему он не упоминает нахождения в эдиакарии целой «медузоидной» фауны животных, совершенно лишенных скелетных образований. При этом многие представители этой фауны по размерам не уступают обычным морским беспозвоночным современности: например, *Arborea arborea* имеет в длину более 60 *см*, а *Dickinsonia elongata* более 33,5 *см* (Глесснер, Уэйд, 1966). Мы думаем, что гипотеза Никола должна отпасть, подобно другим необоснованным предположениям о причинах возникновения организмов со скелетами или раковинами и факторах вымирания тех форм, которые подобно представителям эдиакарской фауны были лишены раковин и скелетов.

Сравнительно недавно Д. Аксельрод (1958б) дал сводку по вопросу о появлении древнейшей раннекембрийской фауны, рассмотрел существующие гипотезы, с помощью которых разные авторы пытались объяснить это событие, и предложил также новую гипотезу. По Аксельроду, в различных гипотезах выражаются следующие основные положения: 1) остатки докембрийских организмов были уничтожены метаморфизмом; 2) эти организмы не имели скелетов потому, что в морской воде не было кальция; 3) докембрийские океаны имели кислую воду, что препятствовало образованию известковых скелетов; 4) докембрийские пласты отлагались на материках в пресной воде с низким содержанием кальция; 5) морские организмы происходят от пресноводных, которые мигрировали вниз по течению рек и достигли океана только в кембрии; 6) докембрийские организмы были лишены твердых частей, способных сохраняться в ископаемом состоянии, потому что жизнь существовала тогда только в поверхностных водах, где адаптивное значение скелетов было незначительным; 7) скелеты возникли внезапно вследствие того, что организмы перешли к сидячему образу жизни на дне моря; 8) кембрийская фауна не имела предшественников, возникла вследствие «крупной мутации»; 9) уже в докембрии существовала столь же разнообразная фауна, как и в раннем кембрии; но элементы фауны приобрели твердые части лишь в кембрии вследствие воздействия физической и биотической среды. Здесь Аксельрод повторил шесть основных гипотез, которые были рас-

смотрены еще П. Реймондом (1939), и добавил к ним тезисы, фигурирующие в приведенном списке как 5, 8, 9.

Сам Аксельрод выдвигает гипотезу, по которой докембрийские фауны развивались в благоприятных для их жизни прибрежных условиях, где не могли сохраниться отложения с остатками животных. Однако остатки обитателей подобных биотопов не так уж редко встречаются в ископаемом состоянии. Перечисленными гипотезами, конечно, не исчерпывается все разнообразие мыслимых объяснений постулируемого внезапного выхода на сцену животных, обладавших скелетами. Из дальнейшего будет, мы надеемся, видно, что подобные допущения являются произвольными.

В интересной статье М. И. Язмир (1965) выдвигает доводы против внезапности и одновременности появления «скелетной фауны» в начале кембрия. «Возраст нижних фаунистически охарактеризованных слоев кембрия,— утверждает он (там же, стр. 146),— может и должен быть в определенной мере различным». Нам представляется ценным, что геолог, занимающийся изучением кембрийских фаун, подтверждает мысли, высказанные нами много лет назад. Критикуя взгляды Дейли, Лейна, Брукса и Реймонда, мы (1948, стр. 427) писали: «Прежде всего, они склонны принять за аксиому то положение, что самые древние пласты, содержащие более или менее значительные количества ископаемых, образовались в один и тот же геологический момент — в начале нижнего кембрия. Однако эта идея одновозрастности всех отложений с древнейшими ископаемыми нижнекембрийского типа не только не доказана фактами, но и невероятна... Нельзя думать, что нижняя граница нижнего кембрия проводится в разных странах на одном и том же уровне геологической колонки: колебания могут оказаться значительными.

Таким образом, нет надобности искать объяснения достопримечательному якобы факту одновременного повсеместного появления древнейших кембрийских ископаемых, потому что такого факта наука не установила, да его и нет».

Соображения, близкие к только что изложенным, высказал К. Сдзуй (1960) в своей интересной статье о переходе от докембрия к кембрию. Он писал, что в докембрии жизненное пространство фаун относительно высоко организованных животных моря было очень ограниченным. Органический мир должен был завоевывать морское дно (так же, как потом сушу) постепенно, шаг за шагом. Морская фауна получила более или менее широкое распространение лишь в поздней части раннего кембрия. Первые кембрийские фауны относительно высоко организованных морских животных были бедны формами.

Как бы ни решали мы вопрос о причинах якобы внезапного появления самой первой раннекембрийской фауны, следующие положения можно, на наш взгляд, считать прочно установленными.

1. Древнейшие фауны должны были состоять исключительно из форм, лишенных твердых наружных оболочек — наружного скелета, хотя бы даже хитинового. Ведь такие защитные образования могли возникнуть лишь тогда, когда они могли представлять какое-то адаптивное значение. Между тем, среди форм тех времен хищников, по-видимому, не было; значит, животным не было надобности защищаться, оберегать свои тела против нападения хищников. Если даже тогда существовали уже консументы не только растительной, но и животной пищи, то они не могли сразу приобрести органы захвата и измельчения пищи, защитой против которых могли служить наружный скелет или, например, хитиновый покров. Необходимо было некоторое, даже довольно продолжительное, время для того, чтобы хищники, животные, питавшиеся животной пищей, живыми животными, приобрели аппарат раздирания жертвы, ее прокалывания или резания и чтобы животные, которые поедались такими хищниками, приобрели защитный покров из относительно твердого материала. Следовательно, в те отдаленные времена у организмов не было или почти не было твердых частей, которые могли бы сохраняться в ископаемом состоянии. Если бы эти животные обладали хотя бы хитиновыми покровами, совершенно не пропитанными минеральными веществами, как кремнезем или углекислая известь, то и тогда их остатки, вероятно, могли бы сохраняться в ископаемом состоянии.

Итак, для значительной части докембрия, а именно тех докембрийских времен, когда уже было немало достаточно разнообразных водных животных, характерно такое состояние покровов тела, которое исключало возможность массовой фоссилизации. Лишь в каких-то исключительных случаях могли сохраняться отпечатки тела, как сохранялись отпечатки медуз или других лишенных скелетных образований животных, например, аннелид.

Существенный этап в развитии морской фауны представляли животные, ископаемые остатки которых сохранились в песчаниках и кварцитах Эдиакары. Описание этих остатков привлекло внимание широких кругов естествоиспытателей. Это были, без сомнения, организмы с очень нежными покровами. Достойно внимания то, что они все-таки могли сохраниться в отложениях столь глубокой древности! Этот факт зависел, очевидно, от общего уровня развития биоса в те отдаленные времена: тогда не было еще хищников, способных разрушать тело жертвы, и еще слаба была деятельность биотических факторов деструкции, дезинтеграции живых и мертвых тел в водной массе и на дне водоемов. Сохранение ископаемых эдиакарского типа стало невозможным, очевидно, еще до начала кембрия.

2. Соответственно только что сказанному, еще в допалезойское время, ближе к кембрию, должны были вымереть многие группы животных, которые не приобрели защитных покровов и, следо-

вательно, имели мало шансов на сохранение в ископаемом состоянии.

3. Идею внезапного появления древнейшей раннекембрийской фауны надо считать необоснованной. Можно, конечно, полагать, что наличие у «раковинных» форм более или менее прочной оболочки давало им преимущество перед остальными, «голыми», мягкотелыми животными и могло обусловить выживание первых при довольно быстром вымирании вторых. Существенные прогрессивные новинки могли вызвать более или менее быструю смену «безраковинных» животных «раковинными», и этот процесс можно рассматривать как «переворот». Но такие события не имеют ничего общего с «кризисами» в катастрофистском понимании этого слова, которые мыслятся вызываемыми внешней по отношению к биосу причиной чисто абиотического «ударного» характера.

4. Строго говоря, у нас нет оснований думать, что все без исключения находки древнейших «раковинных» ископаемых обязательно принадлежат формам, жившим геологически одновременно в начале раннего кембрия. Поскольку мы пока лишены возможности широко и уверенно пользоваться обычным биостратиграфическим критерием определения возраста подстилающих пластов, у нас не может быть уверенности в том, что ассоциации этих «раковинных» ископаемых не были разновозрастными: в одних местах действительно раннекембрийскими, а в других — несколько более древними.

Таким образом, появление наиболее ранних «раковинных» ископаемых, так же как и вымирание ассоциаций еще более древнего происхождения, вполне могло происходить в разные, хотя и близкие друг к другу, моменты геологического времени.

О БИОИСТОРИЧЕСКИХ РАЗРЫВАХ В ПАЛЕОЗОЕ

Геологи и палеонтологи не особенно настаивают на наличии очень резкого кризиса на границе между кембрием и ордовиком. В самом деле, большой, хотя и не катастрофистски понимаемый, кризис в развитии археоциатов отмечается скорее внутри кембрия, а не в конце его. Многие группы кембрийских трилобитов исчезали из летописи в течение кембрия, а не только на границе кембрия и ордовика. Некоторые крупные кембрийские таксоны трилобитов продолжали существовать и в ордовике. Фауна ордовика, конечно, богаче и разнообразнее кембрийской, но это объясняется процессом дальнейшей экспансии жизни, с одной стороны, и лучшей изученностью ордовикской фауны по сравнению с кембрийской — с другой.

Таким образом, переход от кембрийской морской фауны к ордовикской не подтверждает катастрофистского понимания этого великого события. Даже Шиндевольф, как мы уже отметили, отрицал наличие крупных событий вымирания на границе между кембрием и ордовиком, хотя и утверждал, что в этот геологический момент все же был крупный разрыв, выразившийся в появлении новых классов и отрядов.

Ордовикская и силурийская фауны настолько близки между собой, что еще недавно ордовик и силур в нынешнем понимании этих хронологических терминов объединялись большинством исследователей в один силурийский период, который нередко делили на две эпохи: более древнюю ордовикскую и более позднюю готландскую. Некоторые современные ученые сохраняют такое подразделение.

По граптолитам, трилобитам и некоторым другим группам беспозвоночных животных ордовик тесно связан с силуром, и о кризисе между этими двумя периодами говорить трудно.

Граница между силуром и девоном проводится геологами и палеонтологами весьма неточно. Фации даунтона, характеризующиеся присутствием бесчелюстных первичноводных позвоночных, не дают пока возможности проведения резкой или вообще более или менее четкой границы между этими двумя системами: одни и те же роды, быть может, одни и те же виды встречаются в толщах, относимых к двум различным системам.

До недавнего времени обычно считалось, что лучше обстоит дело с разграничением силура и девона в морских фациях, особенно же по граптолоидеям. Принималось, что граптолоидеи свойственны только силуру и в девон не переходят. Это представлялось твердо установленным тезисом, и находка какого-либо представителя рода *Monograptus* считалась непререкаемым доказательством принадлежности вмещающих пород к верхам силура, а не к низам девона. За последние годы и в этом вопросе исчезла, так сказать, былая ясность.

Иегер (1959, стр. 175), как мы уже сказали, утверждал, что вымирание последних граптолоидей «стоит под знаком смены фаций на границе силур — девон». К. Бейер (1952) и Р. и Э. Рихтер (1954) считали, что эту границу целесообразнее проводить между средним и верхним лудловом. Иегер же полагал, что отмечаемый Р. и Э. Рихтер разрыв в истории трилобитов Рейнско-Британской области недостаточен для пересмотра границы между двумя системами и что лучше несколько повысить эту границу с отнесением к силуру слоев, которые считаются принадлежащими к нижнему девону, а именно слоев нижней части жединского яруса. Речь идет о толще, наиболее характерным граптолитом которой считается *Monograptus hercynicus*. В классической для силура и девона области Великобритании этот горизонт отсутствует. В своей более

поздней статье Иегер (1964) сообщает о новых находках этой формы восточнее р. Эльбы в тех слоях Западных Судет, которые считаются эквивалентными саксонско-тюрингским верхним граптолитовым сланцам. В другой работе Иегер (1959) говорит, что зона *Mon. hercynicus* считается соответствующей толще от жединского яруса до позднезигенского. Однако Б. Боучек (1963), Б. Боучек и Р. Горни (1964), Л. Теллер (1964а) и Г. Томчик (1964) находят, что границу между силуром и девоном надо проводить по кровле зоны *Mon. hercynicus*

В Западных Судетах, по Иегеру (1964), *Mon. hercynicus* встречается лишь в низах герцогвальдских слоев и в подстилающих их граптолитовых слоях. До недавнего времени герцогвальдские слои считались силурийскими. Теперь в свете новых данных они, по мнению Иегера, восходят до верхней части нижнего девона или выше — до среднего девона и даже до верхнего девона.

Английский исследователь Ч. Голланд (1965, стр. 216) находит, что «решение дилеммы стало ясным — граптолитоносная серия в Богемии и Тюрингии в действительности продолжается внутрь девона». В этом он присоединяется к Иегеру (1962), Валлизеру (1962) и Боукоту (1963).

Вопреки прежнему мнению Иегера, высказанному им в 1959 г., *Mon. hercynicus* оказался весьма широко распространенным видом, а отнюдь не последышем, занимавшим относительно ограниченный ареал. Кроме упомянутых нами мест, он обнаружен в Келлервальде и Марбурге (Западная Германия) и Северной Африке. В последнее время накопляются сведения о все новых и новых местонахождениях постлудловских граптолитов в Северной Африке. В. Соланж (1964) недавно сообщил о сланцах с *Mon. hercynicus* в Тушенте (Центральное Марокко), которые считаются постлудловскими и относятся к жедину, т. е. нижнему ярусу девона. *Mon. hercynicus* обнаружен также в Алжире (Легран, 1962). Аналогичные сведения поступают также относительно распространения остатков граптолитов в Северной Америке. У. Б. Н. Берри (1965) сообщает, что на Юконе и в других точках США остатки монограптидных граптолоидей обнаружены в слоях, охарактеризованных формами, указывающими на жединский и зигенский возраст этих слоев. Слои с *Mon. hercynicus* известны теперь в Средней Азии (Обут, 1960, 1964). Наконец, более ранняя форма той же группы, *Mon. praehercynicus*, найдена ныне также в Австралии (Берри, 1964).

Возражая против отнесения всех геологически наиболее юных граптолитовых зон к силуру, Голланд (1965) не без иронии замечает, что в основе такого определения их возраста лежит мысль, согласно которой слои, где содержатся граптолиты, должны в силу некоей странной философской концепции быть силурийскими, а не девонскими, исчезновение же этих форм из Средней Европы долж-

но отмечать конец силура. Но, по словам Голланда, возможно, что в будущем граптолитоносные слои будут обнаружены в еще более молодых толщах в каком-либо ином месте земного шара. Между тем, Теллер (1964б), изучающий граптолитовые слои в Польше, находит, что в таком случае уже не следовало бы снова передвигать границу силура и девона далее кверху. Голланд справедливо замечает, что Теллер тем самым отвергает основу своего прежнего заключения. Если будет сохранена граница между силуром и девоном, установленная в Великобритании, рассуждает далее Голланд, то некоторые толщи, традиционно относимые в Центральной Европе к силуру, должны быть признаны девонскими. Если же граница между системами будет передвинута заметно кверху, то хорошо изученные ярусы нижнего девона, выраженные в морских фациях, в Арденнах и в Рейнланде станут силурийскими. Голланд предлагает проводить границу между силуром и девоном внутри граптолитоносной серии по подошве зоны *Mon. uniformis*; но нас эти детали здесь не интересуют.

А. М. Обут (1964) относит зону *Mon. hercynicus* к верхнему лудлову и оставляет ее в силуре.

Конечно, вполне мыслимым является отнесение граптолитоносных слоев с жединским и зигенским фаунистическими комплексами к верхнему силуру. Но для нас в данном случае существенно то, что до сих пор вопрос о границе между силуром и девоном остается спорным.

Все изложенное заставляет нас признать отсутствие единодушия исследователей в проведении границы между силуром и девоном. В то время как одни специалисты рекомендуют перенести в силур толщи, которые обычно включаются в состав нижнего девона, другие считают возможным значительно понизить эту границу с отнесением к девону граптолитоносных отложений. А. и Ж. Термье (1966, стр. 231), поставившие перед собой задачу обобщения огромного фактического материала по истории фаун, пришли к выводу, что «граптолоидные граптолиты, исчезновение которых считалось критерием конца силура, оказались перешедшими в девон».

Тем не менее биостратиграфы и палеонтологи, рассматривающие вопрос о вымирании граптолоидей, обычно утверждают, что эти животные окончательно вымерли в конце силура, хотя в действительности дата их окончательного вымирания может относиться к поздней части раннего девона или даже к среднему девону, если не к позднему девону.

Дата вымирания силурийского комплекса трилобитов и трилобитовый «фаунистический разрыв», судя по некоторым исследованиям, не совпадают с граптолитовым «фаунистическим разрывом». Но те же специалисты по трилобитам считают, что «трилобитовый фаунистический разрыв» датируется тоже концом силура. Таким путем оба «разрыва» становятся якобы одновременными и позволяют

говорить о «великом фаунистическом разрыве» или «кризисе» на границе силура и девона. При этом такой кризис по желанию исследователя связывается либо с соответствующей фазой орогенеза — каледонского или герцинского, либо какими-то иными, хотя бы экстрателлурическими, событиями.

«Разрыв» между девоном и карбоном в истории морской жизни тоже не настолько резок, чтобы надо было прибегать к катастрофистским допущениям для его объяснения. Тут не было, по-видимому, никакого подобия «великого вымирания». Если правильны сведения по эволюции граптолитов, то граптолоидеи не дожили до конца девона, а дендроидеи продолжали существовать и в раннем карбоне.

О вымирании трилобитов мы говорили в другом месте. Процесс их исчезновения достаточно интенсивно протекал уже в девоне, он совершался и в карбоне.

Может быть, наиболее резким кажется исчезновение климений из палеобиологической летописи. Вся история этой весьма своеобразной группы либо полностью укладывается в поздний девон или несколько выходит за его рамки; имеются указания на существование климений, в широком смысле, и в отложениях нижнего карбона: «может быть, только два рода перешли в каменноугольный период, но и они вскоре вымерли» (Руженцев, 1962, стр. 311). Насколько нам известно, специалисты еще не подошли к пониманию причин быстрого расцвета климений и кажущегося внезапным их исчезновения. Они существовали в течение фаменского и, может быть, начала турнейского веков. Можно подозревать, что быстрое их эволюционное развитие как-то связано с осуществлением важных приспособлений, которые, однако, были в корне ограниченными; климении, по-видимому, существенно уступали другим аммоноидеям, получившим большое распространение около начала карбона. Так или иначе, история этой группы не может давать повод к катастрофистскому пониманию перехода от девона к карбону в биосе морей.

Впрочем, даже сторонники внезапности в истории фаун не настаивают на «особенно резком» разрыве между этими двумя периодами.

О «ФАУНИСТИЧЕСКОМ РАЗРЫВЕ» МЕЖДУ ПАЛЕОЗОЕМ И МЕЗОЗОЕМ

При рассмотрении вопроса о вымирании аммонитов мы говорили о кажущемся разрыве между пермской и триасовой морскими фаунами. Этот разрыв в значительной мере объясняется тем, что палеобиологическая история органического мира располагает крайне скудными сведениями о состоянии некоторых крупнейших групп

морских животных в течение раннего триаса. Впрочем, и поздне-пермская морская фауна известна специалистам далеко не полно. Лучшим свидетельством разрыва в наших познаниях (а не в развитии органического мира) служит то, что мы почти ничего не знаем о фораминиферах, замковых плеченогих, брюхоногих моллюсках, морских членистоногих и иглокожих раннего триаса и до самого недавнего времени не располагали никакими данными о кораллах и мшанках нижнего триаса, между тем как все эти группы более или менее обильно представлены и в более древних, и в более молодых отложениях. Не может быть ни малейшего сомнения, что представители этих групп продолжали существовать и эволюировать в течение раннего триаса: отрицать это значило бы допускать чудодейственное возрождение совершенно вымерших групп животных различных классов, а следовательно, ничем не прикрытый возврат к креационизму.

Существенный вклад в историю развития морских фаун от перми к триасу был сделан замечательной фундаментальной монографией «Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя», недавно опубликованной под редакцией В. Е. Руженцева и Т. Г. Сарычевой (1965). Введение в эту монографию правильно изображает картину современного состояния этого вопроса. Там отмечается, что мест, где известны непрерывные разрезы пограничных морских отложений перми и триаса, достаточно полно охарактеризованных палеонтологически, очень мало. Это только Центральные Гималаи, Соляной кряж, Восточная Гренландия и Закавказье. Однако описание разреза Соляного кряжа, опубликованное Шиндевольфом, «оставляет у читателя сомнение» в действительной непрерывности этого разреза на границе систем (там же, стр. 3). Авторам введения в упомянутую монографию кажется неубедительным и его (Шиндевольфа) вывод о «молниеносном», почти катастрофическом исчезновении палеозойской фауны и ее смене совершенно иной — мезозойской. Кроме того, авторы введения вполне справедливо отмечают, что выводы Шиндевольфа, сделанные на основании изучения только одного разреза, нуждаются в подтверждении исследованиями и в других районах. В Центральных Гималаях последовательность морских отложений перми и триаса, по мнению авторов, по-видимому, непрерывна, но в Гималаях необходимы дополнительные исследования с послойным сбором и детальным изучением ископаемых остатков. Нужны также, утверждают авторы, дальнейшие работы по изучению характера переходных слоев между двумя системами в Восточной Гренландии, где не совсем ясен характер совместного залегания пермской и триасовой фаун. Одним словом, если мы не будем касаться разреза Закавказья, то сведения об организмах пограничных слоев перми и триаса ничтожны и явно недостаточны для решения вопроса о фаунистическом (мы добавили бы, и о флористи-

ческом) переходе от перми к триасу. Авторы введения к указанной монографии, на наш взгляд, вполне справедливо заключают, что «на современном уровне знаний разрез Закавказья является наиболее надежным для суждения о характере изменений органического мира на границе палеозоя и мезозоя» (там же, стр. 3).

Позволим себе, однако, заметить, что даже тщательное изучение лишь одного, хотя бы и полного разреза, если бы там не оказалось признаков перехода от групп пермских к группам триасовым, все-таки было бы явно недостаточно для отрицательного ответа на вопрос о существовании такого перехода. Кроме того, «полнота» разреза во всех случаях должна быть понимаема как полнота относительная: даже при литологическом тождестве и при отсутствии признаков перерыва в осадконакоплении, а также признаков размыва очень трудно убедиться в том, что осадконакопление происходило в самом деле непрерывно.

Однако в результате исследований коллектива специалистов выяснилась скорее обратная картина, «постепенность смены фауны на рубеже палеозоя и мезозоя» (там же, стр. 4).

Мы не можем утверждать, что граница между пермью и триасом проведена авторами монографии вполне правильно. Установление этой границы представляло большие трудности. Но как бы то ни было, авторы пришли к важным выводам, имеющим большое значение и для освещения проблемы причин вымирания органических форм. Если даже граница между системами проведена в монографии недостаточно точно, исследователями устанавливается значительная степень преемственности между фаунами перми и триаса, так как в нижней части разреза явно преобладают пермские формы, что позволяет соответственно определить возраст вмещающих их отложений, а в верхней части комплексы триасовых форм свидетельствуют о присутствии триаса. Пермо-триасовые пласты Армянской ССР и Нахичеванской АССР оказались очень важными для решения вопроса о характере «кризиса» между этими двумя периодами.

Вот некоторые выводы, к которым приходят авторы монографии, выводы, имеющие бесспорно существенное значение для проблемы вымирания в целом.

Из фораминифер фузулиниды испытывали наиболее интенсивное вымирание не на границе перми и триаса, не в конце перми, а в конце гваделупского века пермского периода (в поздней перми различаются два века: более ранний гваделупский и более поздний джульфинский). Следовательно, едва ли можно говорить о «кризисе» фузулинид на границе двух периодов. В триасе фузулиниды нигде не известны — встречаются лишь мелкие фораминиферы.

«До недавнего времени считалось, что кораллы подкласса Tabulata вымерли в конце пермского периода... В настоящее время табуляты найдены в нижнем триасе» (там же, стр. 35).

В верхней перми и нижнем триасе Закавказья «четырехлучевые кораллы распространены довольно широко и представлены несколькими родами» (Ильина, 1965, стр. 36). Т. Г. Ильина выделяет четыре комплекса кораллов, причем джульфинский комплекс (верхи верхней перми) и индский комплекс (нижний триас) тесно связаны между собой. Изменения раннетриасовых четырехлучевых кораллов плерофиллид «усиливают черты их сходства с шестилучевыми» (там же, стр. 39). Если это так, то исчезает один из самых эффектных доводов сторонников катастрофистского понимания фаунистического перехода от перми к триасу. Ведь до последнего времени всюду и везде, во всех учебниках, говорилось, что четырехлучевые кораллы свойственны только палеозою, а шестилучевые— только мезозою и кайнозою. Ильина думает, что плерофиллиды, в частности род *Plerophyllum*, по-видимому, дали на границе раннего и среднего триаса начало всем трем подотрядам шестилучевых кораллов. Далее, автор следующим образом формулирует свой основной вывод: «Резкой смены кораллов на границе палеозоя и мезозоя не происходит. В заведомо нижнетриасовых отложениях, возраст которых установлен по комплексу всей фауны и главным образом по аммоноидеям, встречены не только роды, но и виды кораллов, общие с верхней пермью. Новые виды пермских родов, более сходные с шестилучевыми кораллами, появляются в органогенных известняках с *Paratirolites*, т. е. несколько выше по разрезу, чем первые триасовые аммоноидеи» (там же, стр. 40).

Индский комплекс наутилоидей «очень беден и по составу близок к джульфинскому. Возможно, что в некоторых случаях можно говорить даже об одних и тех же видах» (Шиманский, 1965, стр. 43). По В. Н. Шиманскому (там же, стр. 44), «совершенно очевидно, что раннетриасовые наутилоидеи Закавказья произошли от позднепермских представителей, обитавших в том же районе», хотя некоторые формы могли происходить из района Соляного кряжа. «На границе перми и триаса,— по словам Шиманского (там же, стр. 45),— существенных изменений в надсемейственном составе не происходило». Наиболее сильные изменения эта группа претерпевает в позднем триасе.

Что касается аммоноидей, то авторы коллективной монографии проводят границу именно по данным изучения этой группы. Руженцев и Шевырев (1965, стр. 56) находят, что проводить границу перми и триаса в основании джульфинского яруса нельзя (несмотря на то, что в джульфинском веке агониатиты и гониатиты находились в подчиненном положении, кроме рода *Pseudogastrioceras*, а цератиты, причем высокоорганизованные, играли ведущую роль). Против этого, по Руженцеву и Шевыреву, говорит филогенетический подход. «В соответствии с общепринятым принципом, — пишут авторы (там же),— границы между стратиграфическими единицами надо проводить не по исчезновению ста-

рых органических групп, а по появлению новых». Далее Руженцев и Шевырев признают, что цератиты получили большое развитие в гваделупском веке и достигли настоящего расцвета в джульфинском веке. Авторы считают нужным проводить границу перми и триаса в основании зоны *Otoceras*. Здесь мы считаем неуместным подвергать анализу методы проведения стратиграфических границ: это особое и очень важное дело, которое нельзя решать мимоходом. Индские аммоноидеи, по словам Руженцева и Шевырева (там же, стр. 57), «генетически теснейшим образом связаны с джульфинскими ксенодисцидами, являются их прямыми потомками». Развитие аммоноидей, по мнению авторов (там же), «не дает никаких оснований говорить о «необычайной резкости»... этой границы или о «молниеносном» появлении совершенно измененного фаунистического комплекса в начале триасового периода, как писал Шиндевольф». Тут имеется в виду статья Шиндевольфа (1954а), где он опирается на свои наблюдения в районе Соляного кряжа.

Позднепермские мшанки во всех странах мира изучены, как говорит И. П. Морозова (1965, стр. 57), очень слабо. Поэтому исследованные ею мшанки верхней перми Закавказья «пока еще не могут играть большой роли в обсуждении вопроса о границах верхнепалеозойских отложений этого района». В мировой литературе до сих пор «известно лишь несколько случаев нахождения палеозойских родов в нижнетриасовых отложениях» (там же, стр. 62). Все джульфинские мшанки, по Морозовой, за исключением *Polypora darashamensis*, исчезли уже в джульфинском веке. Указанный же вид встречается в верхах верхней перми, а также в нижней части индского яруса нижнего триаса. Никаких других мшанок в нижнем триасе Закавказья найдено не было.

Плеченогие, по Т. Г. Сарычевой (1965, стр. 62), переходят в триас лишь в небольшом числе видов. Однако не надо забывать, что еще совсем недавно Ньюэлл, как мы видели, отмечал отсутствие замковых плеченогих среди беспозвоночных, найденных в раннем триасе. А теперь наши исследователи указывают на присутствие в нижнем триасе Закавказья семи родов артикулят: *Spinomarginifera*, *Haydenella*, *Araxathyris*, *Orthotichia*, *Enteletes*, *Orthotetina*, *Terebratuloidea*. Из имеющихся в отложениях индского яруса девяти видов пять перешли из перми; не известны в подстилающих отложениях *Enteletes dzhagrensis*, *Orthotichia parva*, *Orthotetina* sp. и *Terebratuloidea* sp. Первые три из только что названных родов появляются в летописи еще в среднем карбоне, а последний — в ранней перми. Если мы исключим описываемый район Закавказья, то все они вымирают в конце перми (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965). «Брахиоподы нижнего триаса,— пишут авторы данного раздела коллективной монографии о смене морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя (там же, стр. 82),— повсеместно очень редки и слабо изучены. Комплексы, сход-

ные с закавказскими, не известны». По данным Шиндевольфа (1954а), ни одна из пермских форм плеченогих в Соляном кряже не переходит через границу палеозоя и мезозоя, как, впрочем, не переходят в триас и другие пермские группы морских фаун.

Таким образом, устанавливается присутствие в нижнем триасе нескольких групп, до сих пор считавшихся чисто палеозойскими, а именно надсемейств Enteletacea, Orthotetacea, Productacea и некоторых других довольно «архаических» групп. Скептики, конечно, могут подозревать, что тут дело в неправильном проведении границы между системами. Мы, однако, имеем основания полагать, что, по крайней мере, некоторые из форм, принадлежащих к палеозойским в основном группам, останутся триасовыми и при самой строгой проверке данных, сообщаемых в монографии о границе палеозоя и мезозоя. Но и самый придирчивый критик должен согласиться с тем, что авторы монографии доказали постепенность вымирания плеченогих в перми, включая ее верхи (если не в низах триаса). Это существенно противоречит идее Шиндевольфа и некоторых других ученых о «резком кризисе» в истории плеченогих между палеозоем и мезозоем. По этому поводу авторы раздела о плеченогих в упомянутой монографии пишут: «Нижнетриасовый индский комплекс представляет собой сильно обедненный количественно и в систематическом отношении комплекс брахиопод верхних слоев джульфинского яруса» (там же, стр. 81). И далее: «Изучение распространения брахиопод в Закавказье заставляет прийти к выводу, прямо противоположному тому, который делает Шиндевольф. Палеозойские брахиоподы не вымирают внезапно на границе палеозоя и мезозоя. В течение поздней перми наблюдается процесс постепенного вымирания палеозойских семейств и родов... Вероятно, вымирание определенных палеозойских брахиопод не происходило одновременно во всех областях их распространения» (там же, стр. 82).

Изучение остракод рассматриваемой территории Закавказья приводит З. Д. Белоусову (1965, стр. 85) к выводу, что «на границе палеозоя и мезозоя нет резкой смены представителей этой группы. Очевидно, процесс вымирания палеозойских остракод был постепенным».

Авторы общего очерка аммоноидей в «Основах палеонтологии» Н. П. Луппов, Л. Д. Кипарисова и Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 19) находят, что на рубеже палеозойской и мезозойской эр резко изменился состав фауны аммоноидей. Однако это обновление фауны аммоноидей было, по их мнению, все же не таким значительным, как на границе триаса и юры. Из аммоноидей, процветавших в течение перми, по словам названных авторов, в триасе сохранились лишь немногие представители отряда Agoniatitida и господство перешло к отряду Ceratitida, который отделился от отряда Agoniatitida в первой половине пермского периода. Из агониатитов в

начале триаса развился род *Episageceras* семейства Episageceratidae надсемейства Medlicottiaceae. Это семейство еще в индский век раннего триаса дало начало новому надсемейству Sagecerataceae, которое вымерло в конце карнийского века. В начале раннего триаса цератиты были представлены одним надсемейством Otocerataceae. Это надсемейство, по словам упомянутых авторов, дало все исключительное разнообразие цератитов триаса. Уже к концу раннего триаса цератиты были представлены шестью надсемействами. По Руженцеву (1962), цератиты отделились от поздних агониатитов в конце ранней перми, в артинском веке.

По нашему мнению, приведенные сведения отнюдь не подтверждают идеи внезапного, «драматического» вымирания всего комплекса пермских аммоноидей на границе перми и триаса; наоборот, группы, получившие широкое распространение и достигшие расцвета лишь в триасе, появились, судя по расшифрованной уже летописи, в ранней перми, и некоторые из процветавших в перми аммоноидей перешли в триас. Вымирание, конечно, происходило, но оно не было геологически мгновенным, и это был, так сказать, избирательный процесс, выживали некоторые таксоны. Трудно сомневаться в том, что вымирание их остальных родичей нельзя объяснить такими причинами, как резкие изменения радиации солнца, трансгрессии или регрессии, вообще факторами, которые мы называли «ударными». Впрочем, фаунистический «разрыв» в понимании Шиндевольфа при желании можно было бы усмотреть и на границе раннего и среднего триаса, потому что около этого времени, по выражению Луппова, Кипарисовой и Крымгольца, произошла новая вспышка формообразования и исчезли последние представители надсемейства Otocerataceae. Механистическое толкование таких процессов в развитии биоса, конечно, представляет некоторые удобства «простоты и ясности», но оно совершенно невероятно. Здесь мы подчеркнем, что ни на границе перми и триаса, ни на границе раннего и среднего триаса нет никаких признаков того deux ex machina, который привлекался многими исследователями для объяснения «разрывов» между эпохами геологической истории Земли.

Рассмотренные нами данные о переходе от пермской морской фауны к триасовой приводят нас к следующим основным выводам.

1. Вопрос о границе между пермью и триасом еще далек от решения и вокруг этого вопроса среди специалистов имеются значительные разногласия.

2. Морские фауны верхов перми и низов триаса изучены пока что весьма слабо. Более или менее удовлетворительно исследован лишь один разрез — в Армянской ССР и Нахичеванской АССР. Но по относительно небольшой территории невозможно делать общие заключения о вымирании и выживании различных групп морских организмов

3. Тем не менее весьма знаменательно, что исследования советских ученых показали многие переходы между различными группами верхнепермских и нижнетриасовых беспозвоночных. Эти положительные свидетельства безусловно имеют силу — теперь уж невозможно отрицать существование форм и групп форм, найденных и изученных на указанной территории Закавказья. Зато из этих, как и всех других имеющихся материалов, никак нельзя сделать столь же уверенно вывод отрицательного характера — об отсутствии тех переходных форм, которые пока еще нигде не найдены.

4. Авторы коллективной монографии о смене морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя делают правильный вывод о постепенном переходе от фауны перми к фауне триаса. Тем самым отвергаются выводы о катастрофическом разрыве между морскими фаунами перми и триаса.

О «ФАУНИСТИЧЕСКИХ РАЗРЫВАХ» В МЕЗОЗОЕ

Переход от триаса к юре может казаться в жизни морских фаун довольно внезапным, но только потому, что фауны переходных времен изучены пока не достаточно.

Поэтому вполне возможно, что где-нибудь еще в малоисследованных местах земного шара откроются комплексы ископаемых форм, которые могут теснее связать позднетриасовую морскую фауну с раннеюрской.

И все-таки в ранней юре продолжали существовать все основные группы морских беспозвоночных, развивавшиеся в позднем триасе. Об этом свидетельствует история кораллов, плеченогих, мшанок, головоногих (за исключением разве так называемых цератитов), брюхоногих и двустворчатых моллюсков, ракообразных, морских лилий, морских ежей. Быстрое развитие юрских аммонитов зависело, очевидно, от некоторых выгодных черт этих животных, организация которых остается очень мало известной до настоящего времени.

В «Основах палеонтологии» говорится (Луппов, Кипарисова, Крымгольц, 1958, стр. 19): «Время наибольшего расцвета цератитов падает на среднетриасовую и начало позднетриасовой эпох. Затем начинается постепенное вымирание их. В конце карнийского века вымерли представители надсемейств Meekocerataceae, Ceratitaceae, Ptychitaceae и Lobitaceae. К концу норийского века вымерли еще два надсемейства — Pinacocerataceae и Tropitaceae. Только немногие представители из надсемейств Clydonitaceae и Arcestaceae дожили до конца рэтского века».

Таким образом, вымирание «типичных» триасовых групп аммоноидей было далеко не одновременным, и происходило оно на протяжении всей позднетриасовой эпохи в течение карнийского, норийского и рэтского веков. Следовательно, история так называемых цератитов (в широком смысле!) не показывает никаких резких разрывов, и такого разрыва не было на границе триаса и юры.

Правда, уже с начала юры появляются представители новых групп, которые далее ведут ко всему разнообразию группы, довольно условно именуемой отрядом аммонитов. Эти новые типы испытывают интенсивную эволюцию и дают множество форм в юре и меле. Мы не можем пока доказать, что эти формы имели какие-то существенные биологические преимущества перед более древними аммоноидеями, но вынуждены сделать такое предположение; иначе вымирание цератитов и выживание аммонитов были бы неразрешимыми загадками.

Таким образом, «переворот» в развитии аммоноидей и в данном случае не был вызван какой-либо внешней силой, катастрофой в абиотической среде. И этот «переворот» отнюдь не имел характера мгновенного события.

Нет ни малейшего сомнения в наличии преемственной связи между морскими позвоночными триаса и юры. Следовательно, и тут мы не находим никаких фактов, которые говорили бы в пользу катастрофистского понимания «фаунистических разрывов».

Преемственность между морскими фаунами юры и мела не может вызывать никаких сомнений. Это касается решительно всех основных групп беспозвоночных. Поэтому переход от юры к мелу уже издавна служил камнем преткновения для катастрофистского мышления. Даже в такой быстро эволюировавшей группе, как аммониты, существуют роды, встречающиеся и в юре, и в меле. Такую же картину являют юрские и меловые моллюски классов брюхоногих и двустворок, плеченогие, кораллы и другие группы беспозвоночных. Преемственность в развитии водных позвоночных — рыб и земноводных — рассматривается в главах, посвященных явлениям вымирания в этих группах. Не менее очевидны тесные связи между существовавшими в юре и меле основными группами наземных и водных рептилий. Впрочем, в специальной литературе мы не встретили серьезных сомнений по этому поводу.

По-видимому, и катастрофисты должны думать, что развитие морских фаун юры и мела обходилось без существенных разрывов.

О «ВЕЛИКОМ РАЗРЫВЕ» МЕЖДУ МОРСКИМИ ФАУНАМИ МЕЛА И КАЙНОЗОЯ

В этой книге мы посвящаем много места так называемому «великому мезозойскому вымиранию» и, соответственно, «великому разрыву» между морскими фаунами позднего мела и раннего палеогена.

Такое особенное внимание, уделяемое нами этому вопросу, объясняется тем, что предполагаемое вымирание многих групп организмов в конце мезозоя было и до сих пор остается предметом живейшего обсуждения на страницах научной печати. Это неправильно понимаемое явление зачастую приводится как главный аргумент против дарвинистского понимания развития и угасания органических форм.

Безусловно отсутствует «резкий разрыв», и, наоборот, имеется явная преемственность в развитии фораминифер. То же можно сказать о кораллах, мшанках, плеченогих, брюхоногих, двустворках, даже о внутреннераковинных головоногих, а также о ракообразных — низших и высших.

Умалчиваем тут о рыбах — костные рыбы являют все признаки плавного перехода от мела к третичному периоду. Об этом довольно подробно говорится в одной из предыдущих глав.

Таким образом, сторонники катастрофистской концепции вынуждены довольствоваться аммонитами, отчасти белемнитами и водными рептилиями. Однако анализ фактических данных лишает этих исследователей и этого их последнего аргумента. Об этом говорится в главах нашей книги, где рассматриваются вопросы вымирания соответствующих групп организмов. Кроме того, критика концепции «великого мезозойского вымирания» содержится в главе, где рассматриваются катастрофистские воззрения Шиндевольфа.

Идея внезапного вымирания самых разнообразных водных и наземных животных на границе между мезозоем и кайнозоем связана с неправильным, резко преувеличенным представлением о точности этой границы. В предыдущем, преимущественно в главе о роли мезозойских млекопитающих в экстерминации динозавров, мы рассмотрели данные, свидетельствующие о том, что граница между верхним мелом и палеогеном понимается разными специалистами далеко не одинаково. В частности, весьма спорным является положение датского яруса в мировой геохронологической шкале.

Кроме того, отметим любопытный факт, что толщи, совсем недавно считавшиеся несомненно третичными, начали относить к мелу на основании обнаруженного в них присутствия остатков динозавров. При таком подходе к установлению страти-

графических границ, действительно, не было бы возможности доказать присутствие динозавров в низах третичной толщи, если бы даже эти рептилии продолжали существовать некоторое время по окончании мелового периода. Распространяя эти соображения на вопрос о последних аммонитах, можем сказать, что всякая находка хотя бы одной ископаемой формы этой группы в слоях, которые по своему стратиграфическому положению могут принадлежать и к мелу, и к низам палеогена, всегда будет принята нами за непререкаемое доказательство верхнемелового, а не палеогенового возраста. Другая «чисто мезозойская» группа головоногих, белемниты, как теперь выяснено, продолжала существовать в раннем палеогене, и против этого уже никто не возражает.

Итак, граница между мелом и кайнозоем проводится пока довольно условно, и это имеет существенное значение при изучении факторов вымирания органических форм и их групп.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ О ЗНАЧЕНИИ ИЗУЧЕНИЯ ГРАНИЦ МЕЖДУ КРУПНЫМИ ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКИМИ ЕДИНИЦАМИ ДЛЯ ПРОБЛЕМЫ ВЫМИРАНИЯ

Разбор материалов, относящихся к вопросу о границах между основными хронологическими единицами геологической истории, приводит нас к следующим главным выводам.

1. Наши познания относительно объема и границ геологических периодов и эпох, а тем более мелких единиц всемирной геологической шкалы пока еще слишком неточны для того, чтобы, основываясь на этих данных, мы решали в категорической форме вопросы длительности существования тех или иных крупных таксонов органического мира.

2. Непрерывно поступающие новые сведения о геохронологическом распространении таких таксонов заставляют нас расширять их стратиграфические диапазоны — отодвигать дальше в глубь веков установленные моменты появления крупных групп и продвигать вперед моменты их полного исчезновения из геологической летописи. Постепенное уточнение геохронологической шкалы и получение новых данных о каждой отдельной группе имеют важное значение для изучения причин вымирания таксонов.

3. История различных групп организмов — растений, животных и протистов — показывает, что так называемые разрывы на границах крупных единиц геохронологической шкалы отнюдь не соответствуют действительности и находятся в противоречии с фактами.

А. и Ж. Термье, усиленно занимающиеся общими проблемами исторической геологии и развития органического мира, недавно посвятили интересную статью «палеонтологической проблеме переходных слоев». Они справедливо отмечают, что между основными геологическими единицами ныне существуют «переходные слои», или, как они выражаются, «ярусы-затычки», которые сделались «предметом нескончаемых и страстных споров» (Термье, 1966, стр. 229). Одной из таких стратиграфических единиц является тремадок. Резкой границы тут, по словам этих авторов, еще не видно, и «вполне можно принять, что тремадокское время было временем последних кембрийских фаун в одних местах и первых ордовикских фаун в других местах» (там же, стр. 231). Аналогичный переходный ярус между силуром и девоном авторы называют «силуронийским». Эти ученые обозначают стратиграфические единицы всемирного значения существующими или ими вновь вводимыми названиями, которые они сопровождают римскими цифрами от кембрия доныне в восходящем порядке. Придуманный ими силуроний по их схеме значится как силуроний XVI. И вот, проблема силурония, по словам этих авторов, столь же трудна, как и проблема тремадока. Такой же ярус-затычка существует, по их словам, на границе девона и карбона, а также на границе триаса и юры. В последнем случае он, по А. и Ж. Термье, называется рэт XXXI. Правильно подчеркивая факт существования переходов между периодами и, соответственно, между системами, эти авторы, по нашему глубокому убеждению, неправильно, упрощенно объясняют происхождение этого факта, его причины. Этот феномен они толкуют как относительно длительное выживание старых «фаун» (комплексов) в одних областях и возникновение новых «фаун» (комплексов) в других, следствием чего оказывается сосуществование этих комплексов двух типов в различных районах земного шара. Но для нас существенно то, что крупные исследователи, специально изучающие последовательность смены «фаун» в геологическом времени, подчеркивают и обосновывают существование «ярусов-затычек». Эти последние, конечно, зависят от хода развития живой природы, в котором нет резких граней катастрофического, «брутального», по выражению этих авторов, замещения фауны одного периода фауной другого.

Таким образом, рассыпаются все доводы в пользу резких «фаунистических разрывов» в истории органического мира. Все усилия катастрофистов обосновать наличие в истории морской жизни таких «гиатусов», которые нельзя было бы объяснить на основе дарвинистской эволюционной теории, оказываются совершенно тщетными. Сильные ускорения в развитии биоса и, соответственно, «перевороты», безусловно, имели место, но они были неизбежны в силу законов эволюционного развития органического мира, которое в основном совершалось в восходящем направлении, от низ-

шего к высшему. Экологически близкие высшие и низшие формы не могут жить совместно в течение неопределенно долгого времени: выживают более совершенные, гибнут отстающие в своем прогрессивном развитии.

«Гиатусы» зависят от развертывания внутренних противоречий на фоне изменяющейся абиотической обстановки. Правда, существуют и мнимые «гиатусы», которые соответствуют просто-напросто пробелам в наших познаниях, в значительной мере вызванным неполнотой геологической летописи, а отчасти отставанием наших палеобиологических и геологических исследований. Таких реально существующих «гиатусов», которые были бы необъяснимы на основе дарвинистского понимания развития живой природы, мы не знаем. Их, очевидно, нет и не было.

РАЗДЕЛ ВОСЬМОЙ

ВЫМИРАЮЩИЕ (И НЕДАВНО ВЫМЕРШИЕ) ЖИВОТНЫЕ И РЕЛИКТЫ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Изучение нынешнего состояния вымирающих органических форм и фактов совсем недавнего вымирания многих животных, безусловно, имеет большое значение для освещения причин вымирания организмов в прошлом.

Общеизвестно, что многие крупные звери и птицы исчезли совсем недавно, в историческое время. Другие находятся теперь на грани полного вымирания. Среди животных и растений существуют многочисленные реликты — остатки некогда широко распространенных групп. И если даже нынешнее состояние реликтов не указывает на неизбежность их вымирания в ближайшем будущем, всякий реликт представляет собой остаток некогда существовавшей группы более значительного числа видов и более многочисленных популяций, занимавших более обширные ареалы, чем реликт.

Вымирание и сокращение ареалов недавно вымерших или вымирающих позвоночных обычно оказываются вызванными преимущественно деятельностью человека, которая ограничивала возможности существования этих организмов с доисторических времен. Во многих случаях только специальные мероприятия правительств предупредили окончательное исчезновение реликтовых форм. Некоторые из таких форм исчезли потому, что такие мероприятия не были своевременно осуществлены.

Действие этого, как иногда говорят, антропического фактора сказывалось и на материках, и на островах, и отчасти в бассейнах — морских, солоноватоводных и пресноводных.

Однако, кроме этого фактора, могли действовать и на самом деле действовали — в той или иной степени — также другие силы, неблагоприятные для жизни и процветания видов. Особого внимания заслуживает похолодание, связанное с антропогеновым оледенением. Следует ли это оледенение считать одним из мощных факторов вымирания видов наземных животных — млекопитающих, птиц, других наземных позвоночных и беспозвоночных? Тот или иной ответ на этот вопрос будет иметь существенное значение для выяснения причин вымирания в более древние, дочетвертичные времена. Если бы, например, оказалось, что даже такое грозное явление, как четвертичное оледенение, не имело своим последствием вымирание, полное исчезновение видов и их групп, то такой вывод был бы заслуживающим внимания как указание в пользу того, что и ранее изменения климата в сторону похолодания едва ли могли вызывать исчезновение более или менее широко распространенных видов животных и растений.

В этом разделе мы рассмотрим лишь некоторые из наиболее демонстративных примеров недавно вымерших, ныне вымираю-

щих и реликтовых форм. Всякая попытка дать исчерпывающий обзор такого материала была бы сопряжена с непомерным увеличением объема этого раздела. К тому же это едва ли сделало бы намного более убедительным анализ, которому мы должны подвергнуть такой фактический материал.

О ЗНАЧЕНИИ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПОХОЛОДАНИЯ В ВЫМИРАНИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМ

Рассмотренные нами факты говорят о том, что быстрое изменение солености, которое, как показывает геологическая история, многократно происходило в разные моменты от палеозоя до позднего кайнозоя, было основной причиной вымирания многих форм, обитавших в более или менее изолированных морских бассейнах, где совершались такие изменения условий существования водных организмов. Если эти перемены не обязательно и не везде вызывали непосредственно массовую гибель популяций видов, которые не могли существовать в изменившихся условиях, то они, во всяком случае, способствовали быстрому вытеснению таких форм животными, способными благоденствовать в новой обстановке.

Здесь нам предстоит коснуться вопроса о вымирании органических форм вследствие изменения температурных условий, которые, несомненно, совершались в истории земной поверхности. В какой мере похолодание или, наоборот, потепление могло быть причиной вымирания? Ответить на такой вопрос в отношении каких-либо очень отдаленных моментов геологического времени, например карбона, перми или даже юры или мела — дело нелегкое, хотя геология и располагает данными, указывающими на колебания климатов и в мезозое, и в палеозое, и даже в протерозое. Дело в том, что для решения этого вопроса необходимо точно датировать и наступление похолодания, и исчезновение соответствующих видов. Если, например, окажется, что похолодание возникло «почти одновременно» с вымиранием, но все-таки немного позже вымирания, то ведь вопрос о причинной зависимости этих событий попросту отпадает. Если же остаются какие-то сомнения на этот счет, то нельзя с уверенностью говорить о такой зависимости. Если момент холодного климата предшествовал моменту исчезновения данной группы из палеобиологической летописи и эти два момента отделены друг от друга относительно крупным отрезком времени, то причинная связь опять-таки отпадает. Иначе говоря, необходима очень точная, с геологической точки зрения, датировка этих событий. Между тем, чем дальше мы уходим от современности вглубь веков прошлого, тем грубее становятся

наши датировки и в то же время тем труднее устанавливать самые факты похолодания и его масштаба. Климаты различных моментов истории Земли и даже оледенения доантропогеновых эпох обычно являются предметом больших разногласий между специалистами.

Учитывая эти соображения, мы сочли возможным ограничиться в нашем теоретическом исследовании рассмотрением того похолодания, которое установлено достаточно прочно и датируется четко — четвертичным оледенением. Тут и факты похолоданий и потеплений доказаны вполне убедительно, и датировка незыблемо обосновывается благодаря совершенным методам абсолютной геохронологии, не применимым в отношении более древних эпох.

Обратимся сначала к морским фаунам. Известно, например, что в четвертичной истории Средиземного моря выделяется сицилийский ярус, для которого характерно присутствие холодолюбивых форм, живущих ныне только в северной части Атлантического океана: *Cyprina islandica*, *Mya truncata*, *Buccinum undatum*, *Trichotropis borealis* и другие (Жинью, 1952). Однако наряду с этими формами встречаются и многие более теплолюбивые. Даже такой вид, как *Cyprina islandica*, едва ли может считаться показателем климата, так как распространение популяций, относимых к этому виду, отнюдь не ограничивается холодными морями, а кроме того, возможно, что ископаемая средиземноморская форма представляет собой особый подвид данного вида (Цейнер, 1959). Во всяком случае, нам не известны факты полного вымирания каких-либо видов, находимых в сицилийских отложениях. Ф. Цейнер (1959) считает примечательным разрыв между сицилийской и тирренской фаунами. Этот ученый подчеркивает, что аналогичный разрыв имеется и в наземных фаунах умеренной Европы и он совпадает с первым интенсивным оледенением. В послеледниковой истории южной части Балтики известна смена трех фаз: Анциловое озеро, Иольдиево море, Литториновое море. Тут смена фаун зависела, во всяком случае, не только от изменения температуры, но и от других условий, особенно же от изменения солености. Вымирание популяций имело, конечно, географически ограниченный характер. Впрочем и такое ограниченное в пространстве вымирание нельзя игнорировать, когда мы ищем факторов вымирания органических форм и их групп.

Изменения фауны Черноморско-Каспийского бассейна в течение четвертичного периода — плейстоцена и голоцена — изучены довольно подробно (Архангельский, Страхов, 1938; Федоров, 1963; Невесская, 1965), но ни в одном случае не удалось точно установить синхронию горизонтов морских отложений с теми или иными горизонтами наземных четвертичных отложений. Мы не знаем никаких случаев точно установленной зависимости вымирания морских форм этих горизонтов от температурного фактора.

В специальной литературе мы не нашли достаточно обоснованного прямого ответа на вопрос, каковы были причины вымирания четвертичных наземных позвоночных в области распространения оледенения.

В течение четвертичного ледникового периода около 32% площади материков было под ледяным покровом (Чарлзуорс, 1957). В плейстоцене биогеографические зоны, по всей вероятности, испытали сокращение, и ареалы видов животных существенно изменились в сторону уменьшения, за исключением тропиков, где они остались почти ненарушенными. Оледенение повлияло и на морскую жизнь, которая, впрочем, испытала на себе это воздействие в меньшей степени, чем материковая. В общем в северном полушарии плейстоценовое похолодание оттеснило фауну и флору на юг.

Многие авторы пытались выяснить причины вымирания органических форм в плейстоцене. В своей капитальной сводке «Четвертичная эра» Дж. К. Чарлзуорс (1957) утверждает, что хотя причины плейстоценового вымирания были многочисленны и разнообразны, среди них нельзя назвать катастрофы, которые могли бы повлечь за собой массовое уничтожение органических форм. Однако оледенение, зависящее от похолодания, не только непосредственно вело к гибели многих животных и растений, но и создавало условия, явно неблагоприятные для жизни и развития множества форм: перенаселенность отдельных участков, аридность, обезлесение, новые отношения к разным врагам и конкурентам, нарушение в ритме репродукции, темноту и сырость пещер, куда животных загоняли холод и снега. Снежный покров затруднял локомоцию многих млекопитающих и нелетающих птиц. В поисках более сносных температурных условий и пищи многим животным приходилось покидать те территории, которые ими занимались ранее, и это вызывало опасность гибели значительной части популяции. Вызываемое изменением климата преобразование растительности в некоторых случаях вело к развитию более или менее открытых ландшафтов там, где до того был дождевой лес.

Таким образом исчезали мягкие, сочные растения и их место занимали жесткие волокнистые травы — пища, малопригодная для фитофагических млекопитающих с низкокоронковыми зубами, что вело к вымиранию популяций этих животных.

Деятельность доисторического человека во многих случаях была мощным фактором истребления крупных животных. Некоторые ученые утверждают, что мамонт был истреблен в Евразии именно человеком.

Гонимый нуждой и голодом, палеолитический человек охотился на крупного зверя: древнего слона, мамонта и пещерного медведя. В частности, пещерный медведь давал человеку мясо для питания, а также меха, сухожилия; а с ориньяка человек

охотился на зверей еще ради их костей и рогов. Впрочем, многие авторы отрицают фатальную роль человека в истреблении, например, мамонта (Абель, 1927). По мнению некоторых исследователей, похолодание вело мамонта к вымиранию либо через сокращение кормовой базы, либо через обезлесение.

В капитальном труде В. И. Громова (1948, стр. 466) о стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР читаем, что «история четвертичной фауны в целом не может быть сведена к простому вымиранию только теплолюбивых форм под влиянием одного лишь все ухудшающегося климата 〈...〉, история развития четвертичной фауны совершалась на фоне более сложных изменений всей физико-географической среды, когда наряду с вымиранием должен был идти процесс образования новых видов, имели место и приспособление к иным стациям одних и миграции других форм».

Отмечая процесс обеднения четвертичной фауны, который не протекал «спокойно и постепенно», Громов утверждает (там же, стр. 478), что этот процесс был резко нарушен по крайней мере два раза: на грани плиоцена и плейстоцена, когда исчезли последние представители теплой (субтропической) третичной фауны, и на грани с современной эпохой, когда исчезли последние наиболее типичные представители ледникового плейстоцена (рисс, рисс — вюрм, вюрм). Этот процесс обеднения, вымирания, по словам автора, сопровождался п о с т е п е н н ы м (подчеркнуто автором.— *Л.Д.*) угнетением многих видов (измельчание), например лошадей, быков, верблюдов, росомах и др., и в ряде случаев закончился, или заканчивается в настоящее время, вымиранием некоторых из них. «Нельзя не признать,—продолжает автор,—что п р и ч и н ы э т и х к р у п н ы х и з м е н е н и й фауны, наметившиеся уже с конца плиоцена, находились в теснейшей связи с нарастающим климатическим ухудшением». Громов подчеркивает, что «постепенность этого процесса нарушалась особенно резким и быстрым ухудшением климата, когда вместе с тем сметались все относительно теплолюбивые животные предшествующей эпохи, которые не успели быстро приспособиться к новым более суровым условиям существования» (там же). Однако первое из этих резких колебаний климата (преминдельское и миндельское), насколько позволяет судить об этом экологический анализ фауны, было, по автору, связано, лишь с усилением континентальности. Только последнее значительное колебание (рисс, рисс — вюрм, вюрм) сопровождалось великим оледенением Евразии. «Рисское оледенение,— говорит далее Громов (стр. 479),— было критическим моментом в развитии всего органического мира, перед которым встал вопрос о возможности дальнейшего существования при резко изменившихся к худшему условиях существования. Животные и растения реагировали на это или вымиранием, или миграциями, или появлением

новых видов, более приспособленных к новым условиям существования». Таким образом, ведущим фактором вымирания наземных позвоночных в четвертичное время Громов считает климатические изменения — ухудшение климата.

Несколько иначе этот вопрос решается в крупной обобщающей работе И. Г. Пидопличко (1954), посвященной ледниковому периоду. Прослеживая эволюцию гиппарионовой и мамонтовой фауны, автор находит (стр. 97), что «часть компонентов этой фауны исчезла вследствие естественных причин, часть истреблена или вытеснена под влиянием антропических причин, часть существует и теперь примерно в тех же пределах, где они существовали и раньше». Под «естественными причинами» автор понимает, конечно, факторы, не зависящие от деятельности человека. Автор отрицает всесветный характер плейстоценового похолодания, считая это явление региональным, связанным «с изменением взаимоотношения суши и моря в пределах Северной Атлантики и северной и средней полосы Европы, а также на севере Азии» (там же, стр. 201). Он утверждает, что современные степные формы на юге СССР (слепыши, хомяки, хомячки, суслики, сеноставцы, зайцы, корсаки и др.) обнаруживают прямую связь с плиоценовой фауной в пределах своих нынешних ареалов, причем многие из них встречаются в отложениях всей четвертичной системы. Все это, по его мнению, свидетельствует о беспрерывном существовании степной обстановки на юге СССР с конца неогена. Не отрицая, очевидно, важности климатического фактора в вымирании четвертичных животных, Пидопличко придает немалое значение и «антропическим причинам» (см., например, стр. 34—36 той же работы).

Едва ли было бы здесь уместно рассматривать вопрос об истории наземных фаун на тех или иных участках земной поверхности. Позволительно, однако, мы думаем, сделать одно замечание общего характера. От исследователей требуется большая осторожность в решении палеоклиматических вопросов на основании сравнения распространения ископаемых животных тех или иных мест с нынешним распространением их родичей. Например, то, что те или иные звери ныне живут в тропическом поясе, может зависеть не столько от климатических условий, сколько от вытеснения их из многих прежних участков их былых ареалов биотическими факторами или, поскольку речь идет о недавнем геологическом прошлом, человеком. Этот момент не всегда учитывается палеобиологами, которые зачастую поспешно делают выводы о температурных и прочих климатических требованиях вымерших животных на основании изучения ареалов — сплошь да рядом реликтовых! — ныне живущих близких к ним форм. В сущности говоря, твердо решать вопрос о принадлежности данной формы к тропической или субтропической фауне можно либо посредством экологического анализа более или менее обширного комплекса

сопутствующих форм, либо на основе выяснения постоянных физиологических свойств, связанных со строением животного и делающих для него невозможным обитание в какой-то определенной климатической зоне. Современное распространение обезьян, носорогов, тапиров, слонов и прочих «экзотиков» не дает нам права делать безоговорочные выводы о климате, например, Закавказья в то время, когда там жили животные этих групп.

Кроме того, поскольку теперь хорошо известно, что гоминиды существуют с очень давних времен, надо, без сомнения, уделять серьезное внимание вопросу о возможности участия людей в истреблении животных и изменении ландшафтов, от которых зависело существование древних зверей и прочих наземных позвоночных.

Глубокие климатические изменения, связанные с оледенением, происходили в четвертичном периоде и в Северной Америке. Интересную обобщающую работу, посвященную изменениям климата, вымиранию и эффекту деятельности доисторического человека на этой территории, несколько лет назад опубликовал П. С. Мартин (1958). Автор отводит видное место выяснению причин вымирания наземных животных. Он подчеркивает, что вымирание крупных млекопитающих на материках Северной и Южной Америки и мелких зверей островов Карибского моря до сих пор является главной неразрешенной проблемой. «До тех пор, пока мы не знаем причины или причин этого вымирания,— говорит он (там же, стр. 396),— все биогеографические и экологические интерпретации, основанные на допущении, что все данные летописи ископаемых млекопитающих имеют палеоклиматическое значение, могут оказаться слишком смелыми, если не совершенно ложными». Автор справедливо подвергает сомнению климатологические выводы, основанные на палеонтологических данных о *Marmota* и *Cervus* в северо-восточной Мексике, *Erethizon* (дикобраз) и *Hydrochoerus* (капибара) в мельнбурнских слоях Флориды, формах, подобных мускусному быку, в Нью-Мексико и *Tapirus* в Аризоне и Пенсильвании. «Во всех случаях,— говорит Мартин (там же, стр. 396),—надо воздерживаться от строгого применения униформистской доктрины: ни один серьезный эколог не станет настаивать на том, что биотоп современного тапира, тропический дождевой и облачный лес, простирался в южную Аризону или в восточную Пенсильванию в позднем плейстоцене».

В самом деле, можно ли, например, считать климатические условия существования всех ископаемых форм страусов рода *Struthio* тождественными таковым современных страусов, обитателей степных или полупустынных пространств с жарким летом и бесснежной или малоснежной зимой (Бурчак-Абрамович, 1953)? Ведь в геологически недавнем прошлом страусы имели огромное распространение в Евразии, далеко за пределами климатической обстановки, в которой живут современные их родичи, обитающие в

степных и полупустынных областях Африки и Юго-Западной Азии (Берлиоз, 1950). Климат раннего плейстоцена Забайкалья, где тогда водились страусы крупнее нынешнего (Иваньев, 1964), конечно, существенно отличался от климата современной экваториальной Африки, где живут еще страусы этого вида (Бурчак-Абрамович, 1953). Этого вопроса мы коснулись в главе о причинах вымирания птиц.

Мартин находит, что угасание форм родов и подсемейств без замещения вымерших новыми того же самого экологического характера происходило лишь в позднем плейстоцене; исключение представляет лишь *Borophagus* — американский эквивалент гиенидной жизненной формы, не известный вне первой межледниковой эпохи. После вымирания утконосых и других фитофагических динозавров в позднем меле не было столь великого вымирания форм без замещения их эквивалентными жизненными формами. Плейстоценовое вымирание, как утверждает Мартин, превосходит аналогичные события, происходившие на протяжении всего остального кайнозоя. В этих словах можно усмотреть преувеличение, зависящее от недооценки неполноты расшифрованной учеными палеобиологической летописи: эта неполнота в общем возрастает с древностью соответствующих веков. И тем не менее вымирание наземных позвоночных совершалось в таких масштабах, что возникает настоятельная необходимость искать особенно действенных факторов столь энергично протекавшего процесса. И Мартин ставит вполне уместный вопрос: «Было ли вызвано это вымирание изменением климата в ледниковые периоды?» (там же, стр. 402). Анализ имеющихся данных приводит автора к выводу, что «факты не согласуются с предположением, будто бы повышение скоростей вымирания в плейстоцене есть результат изменения климата» (стр. 403). «Вымирание не связано с ледниковым периодом или с климатическим изменением, которое было вызвано оледенением» (там же). Такое заключение заслуживает, по нашему мнению, самого пристального внимания. Далее, автор находит, что на материковых пространствах в позднем плейстоцене вымирали преимущественно крупные животные. Китообразные и ластоногие не подвергались истреблению, но ведь это не материковые животные. Выжили также некоторые довольно крупные животные, как муравьеды и древесные ленивцы. Выжили некоторые парнокопытные умеренных лесов. Такие исключения не меняют общей картины.

Какова роль человека в истреблении четвертичных млекопитающих? Некоторые исследователи считают человека главным виновником позднеплейстоценового вымирания. Мартин подходит к этому вопросу довольно осторожно. «Для палеоэкологических целей,— по его словам (там же, стр. 412),—необходимо взвесить значение крупных позвоночных как индикаторов климата. Если доисторический человек — фактор вымирания, то как должны мы

толковать изменения ареалов животных с позиций палеоэкологического униформизма? Тапиры и капибары, ныне обитатели тропического леса, прежде распространялись далеко к северу — соответственно, до Орегона и Пенсильвании и до Флориды и Аризоны. Имеются ли убедительные доказательства того, что в отсутствие человека эти животные не занимали бы те же самые ареалы при нынешнем климате?» Дикобраз, опоссум и броненосец, как известно, расширили свои ареалы в историческое время. Это можно приписать изменению климата. Но возможно, рассуждает Мартин, что это означает возврат животных к тем краевым участкам своих прежних ареалов, откуда они были вытеснены в доисторическое время преследовавшим их человеком. Выживание крупных черепах только на отдаленных океанических островах Мартин склонен объяснить тем, что эти животные избегли истребления человеком доколумбовских времен, а не изменением климата. Нет надобности делать предположения об изменении климата, если возможна иная причина истребления. Поэтому автор считает возможным поставить вопрос, не были ли тропические леса и отдаленные острова рефугиями, где животные выживали при изменениях климата и спасались от преследования со стороны человека. Мартин говорит, что чувствительными показателями климата и среды прошлых времен надо считать, пожалуй, только растительность плюс тех мелких животных, которые не слишком интенсивно истреблялись человеком.

Мартин готов признать существенную роль доисторического человека в искоренении недавно существовавших видов позвоночных суши, преимущественно крупных, но от решительного суждения по данному вопросу этот ученый все-таки воздерживается.

Позже, однако, П. С. Мартин и П. Дж. Мерингер (1965) развивали мысль о том, что вымирание крупных наземных животных в течение раннего постглациального времени зависело от прихода человека. Мартин (1966) высказался за возможность того, что главные события вымирания животных в Центральной Африке на протяжении среднего плейстоцена тоже были вызваны деятельностью человека. Аналогичные соображения о причинах быстрого плейстоценового вымирания млекопитающих Мартин (1967) излагал и позже.

Заметим, что некоторые другие американские исследователи высказываются о причинах четвертичного вымирания наземных зверей гораздо определеннее. Так, К. О. Зауэр (1944) не отрицает вероятности того, что плейстоценовые млекопитающие вымерли вследствие изменения климата. Но тут же отмечает, что это изменение было медленным, не катастрофическим, а потому звери могли мигрировать в сторону территорий с более благоприятным климатом. Такого рода кризис должны были испытать далеко не все млекопитающие. Поэтому надо принять во внимание особый

новый экологический фактор — человека. Рука человека, по словам Зауэра, была неуклонно направлена против крупных растений, так же как и против крупных животных. Все древние народы пользовались огнем, особенно охотники на крупного зверя, для которых огонь был главным и ужасающим средством охоты. В этом направлении мысль Зауэра идет так далеко, что он признает пожары причиной возникновения прерий; пожары же вызывались человеком. Таким образом, по Зауэру, человек не только интенсивно истреблял зверей, но и существенно изменял характер растительности Северной Америки, создав совершенно новую формацию — прерии и степи. К воззрениям Зауэра присоединяется О. Стьюард (1955). Огонь, по его словам, был мощным орудием в руках доисторических людей, населявших Америку. Примитивные охотники и собиратели понимали великое значение пожаров. Если во взглядах Зауэра и Стьюарда есть немалая доля преувеличения, то нельзя не признать, что они, как и их единомышленники, уделили внимание реально существующему в природе фактору — первобытному человеку, который активно истреблял животных и производил обезлесение, уничтожал растительный покров, в котором жили многие звери, тем самым способствуя вымиранию некоторых форм в течение плейстоцена и голоцена.

К. В. Бутцер (1964, стр. 357, 469) писал, что влияние гоминид на жизнь диких животных в виллафранкское время (начало плейстоцена) было, по всей вероятности, минимальным. Однако в дальнейшем оно возрастало, и в позднем плейстоцене человек, уже активно преследовавший крупных зверей, с помощью огня существенно изменял характер растительности, от которой зависело существование зверей лесов и открытых пространств.

М. И. Будыко (1967а), изучающий вопрос о причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена, пришел к заключению, что мамонты были истреблены человеком на большей части территории, которая была ими занята: лишь последние стада этих животных могли сохраниться в малонаселенных человеком областях Северной Азии. Очередное похолодание должно было, по словам Будыко, привести к вымиранию мамонтов и в этих районах. Такой процесс представляется вполне вероятным с точки зрения развиваемой в нашей книге концепции вымирания органических форм: поскольку ареал распространения мамонтов стал уже весьма ограниченным, изменение абиотических условий могло быть решающим фактором вымирания реликтовых популяций.

Растительные формации уничтожались вследствие деятельности человека и в Африке. По А. Обревиллю (1966), в тропической Африке такое происхождение имеет обедненная саванна. В сухой период года пожары препятствуют восстановлению влажного тропического леса на распаханных участках, на пожарищах распространяется травянистая растительность. Обревилль думает,

что вся тропическая Африка была некогда занята лесом, за исключением очень засушливых областей. Вполне понятно, что такие коренные изменения растительного покрова, вплоть до полного его уничтожения, должны были вызывать исчезновение популяций многих животных, обитавших в тропических лесах.

В содержательной обобщающей статье Ньюэлл (1963, стр. 81) тоже пришел к заключению, что расширение ледникового покрова в четвертичном периоде не может считаться главной причиной вымирания крупных животных. Он писал, что «массовое вымирание», происшедшее в Северной Америке в самом конце последнего широкого оледенения, не совпало, как это ни странно на первый взгляд, с расширением ледникового покрова. Во время максимального распространения материкового оледенения, приблизительно 11 000 лет назад, на свободных от льда пространствах северного полушария обитала богатая и разнообразная фауна крупных млекопитающих, которую можно сравнить с фауной, ныне занимающей Африку южнее Сахары. Многие виды медведей, лошадей, оленей, бобров и слонов были крупнее, чем любые нынешние их родичи. В Северной Америке немногие виды исчезли уже при максимуме последнего оледенения, но темпы вымирания быстро возрастали позже и достигли наибольших величин приблизительно 8000 лет назад, когда климат стал мягче, а площадь, занятая ледником, сокращалась. Приблизительно в то же время крупные млекопитающие испытывали постепенное вымирание в Азии и Австралии (но не в Африке). Многие из крупных фитофагических и плотоядных млекопитающих имели по сути всесветное распространение и жили в разнообразных климатических условиях, а затем вымерли за немногие столетия. На основе радиоуглеродной датировки было установлено, что вымершие крупные млекопитающие Северной Америки начали исчезать в Аляске и Мексике, а позже их вымирание распространилось на область Великих Равнин. Оледенение, по-видимому, не было значительным фактором вымирания этих животных. Это подтверждается, во-первых, тем, что события вымирания происходили преимущественно в эпоху таяния и отступления материковых льдов, а во-вторых, тем, что ледниковый климат, без сомнения, не достигал низких широт, кроме возвышенных участков, а на значительной части тропической территории климат был, по-видимому, довольно близким к теперешнему. Ньюэлл ссылается на исследователей, которые предполагают, что крупные звери, вероятно, истреблялись доисторическими охотниками, которые могли пользоваться в качестве средства преследования добычи огнем. Однако события массового вымирания совпадают, по мнению этих ученых, с быстрым ростом земледелия. До этой стадии в истории человечества охотники не могли уничтожить диких животных, мясом которых они питались, не лишив себя главного источника пищи. Гибель многих крупных животных совпала, во-первых, с

экспансией древнего человека, а во-вторых, с внезапным изменением климата от довольно холодного и влажного к теплому и сухому. Ньюэлл считает возможным, что массовое вымирание млекопитающих позднего плейстоцена могло быть вызвано обоими этими факторами. Крупные звери едва ли могли вымереть вследствие потепления, как бы они ни были приспособлены к прохладному климату. Главным фактором вымирания, в данном случае действительно быстрого, даже внезапного, была, по всей вероятности, деятельность человека.

Впрочем, некоторые ученые склонны отрицать большое значение деятельности человека в вымирании крупных животных суши. Так, американский исследователь Д. И. Аксельрод (1967) писал, что в течение третичного периода, а также в начале четвертичного периода господствовал «равномерный», мягкий климат, характеризующийся «термальной умеренностью», а затем наступило похолодание, которое якобы вызвало гибель крупных млекопитающих. При этом все же выживали мелкие животные, чему способствовали некоторые особенности их циклов размножения. Кроме того, эти животные могли укрываться в защищенных биотопах (норах, пещерах, гнездах и т. д.). Человек же мог играть некоторую роль только в истреблении остаточных локальных популяций. Нам кажется, что Аксельрод недооценивает «антропический» фактор экстерминации животных. Выживание мелких млекопитающих может объясняться тем, что человек предпочитал охотиться на крупного зверя. Похолодание и аридизация происходили не так внезапно, чтобы животные не могли сохраняться на соседних пространствах с более благоприятными климатическими условиями.

Изложенное в этом разделе приводит нас к выводу, что даже в четвертичном периоде, когда на значительной части земной поверхности существовал постоянный ледяной покров, холод был далеко не единственным, а может быть, и не главным фактором вымирания видов. Похолодание вызывало в северном полушарии перемещение зон растительных формаций к югу: по мере перемещения южной границы ледникового покрова на юг передвигались, соответственно, зоны тундры и тайги, бореального леса, листопадного леса. Вместе с перемещением зон растительности передвигались и ареалы многих животных. Однако этот процесс не приводил к полному вымиранию соответствующих форм, хотя он мог существенно сокращать их ареалы и уменьшать численность популяций. В таких условиях могло происходить лишь локальное вымирание видов, но и оно могло в определенных случаях быть одним из моментов, которые приводят к окончательному вымиранию данного таксона.

Следовательно, даже такое грандиозное событие, как оледенение на огромном пространстве земного шара, не имело своим непосредственным следствием вымирание более или менее широко

распространенных видов, хотя и могло быть одним из факторов, ведущих к полному исчезновению таксонов, которые не были представлены за пределами громадных площадей, охваченных четвертичным похолоданием.

О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ ПТИЦ В ИСТОРИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

Здесь мы рассмотрим вопрос о причинах тех процессов вымирания птиц, которые совершались, так сказать, на глазах у цивилизованного человека, в самое недавнее историческое время, за последние немногие века, преимущественно в течение XIX и XX столетий.

Мы не коснемся некоторых других относительно недавних событий вымирания среди птиц. Эти события, как исчезновение гигантских бегающих птиц на Мадагаскаре и Новой Зеландии, происходили—полностью или хотя бы отчасти — в эпоху, когда уже, безусловно, существовал человек, деятельность которого могла способствовать вымиранию видов или даже была его основной причиной.

Но, во-первых, мы не имеем никаких исторических свидетельств о явлениях экстерминации только что упомянутых крупных островных форм; во-вторых, она, возможно, началась еще до поселения человека на соответствующих участках суши. К тому же вопрос о факторах вымирания эпиорнисов и моа был рассмотрен в другом месте, в главе о вымирании видов птиц как о естественном процессе, протекавшем в основном без участия человека.

Под названием дронтов известны нелетающие птицы, жившие на Маскаренских островах. На о-ве Маврикия жил *Raphus cocullatus* (=*Didus ineptus*), на о-ве Родригес *Pezophaps solitarius*, на о-ве Реюньон — *Raphus solitarius* (=*Didus borbonicus*). Дронты были неуклюжие, коренастые птицы с сильно редуцированными крыльями, безусловно, неспособные летать. Их чаще всего относят к отряду голубей (Дементьев, 1964), но они гораздо крупнее любых форм этого отряда (крупные дронты достигали в высоту 75 *см*).

Дронты населяли упомянутые острова Маскаренской группы в Индийском океане, к востоку от Мадагаскара. Они жили и благоденствовали там в отсутствие опасных врагов и конкурентов до прихода человека, интродукции свиней и собак, до того как человек занес туда крыс. Дронты о-ва Маврикия вымерли приблизительно в конце 17 в., а на островах Родригес и Реюньон, соответственно, около 1790—1800 гг. и около середины 18 в. (Гринуэй, 1958). В музеях разных стран хранятся многие остатки птиц, живших на островах Маврикия и Родригес, а о дронтах о-ва Реюньон имеются довольно многочисленные свидетельства путешествен-

ников, не подтверждаемые, однако, какими-то либо находками костей (Лютшвагер, 1961).

Имеются различные изображения дронтов, по которым можно в известной мере судить о внешнем виде этих птиц. Некоторые противоречия в описаниях различных современников в немалой степени затрудняют изучение облика и образа жизни этих вымерших птиц.

Дронты — чрезвычайно своеобразная группа птиц. Лютшвагер (1961) оспаривает отнесение их к отряду голубей, и думает, что они скорее могут быть включены в отряд пастушков; в крайнем случае, по словам этого исследователя (там же, стр. 53, 54), дронтов надо рассматривать «как те немногие виды, для которых были установлены специальные отряды». Итак, дронты настолько отличаются от всех других птиц, что возникает вопрос о целесообразности выделения их в особый отряд. Изучение филогенетической истории дронтов могло бы иметь огромное значение для выяснения общих закономерностей эволюции организмов. Мы не знаем, когда предки дронтов обособились от своих летающих предков — голубей, пастушков или каких-либо иных птиц. Но существует мнение, что это произошло не так уж давно. «Все три вида,— говорит Гринуэй (1958, стр. 120),— обособились за много тысячелетий до этих грозных событий» (имеются в виду события вымирания в 17 и 18 вв.). Но «много тысячелетий», пусть даже сотни тысячелетий, срок, сказочно короткий для обособления целого отряда!

Интересен также вопрос о филогенетических взаимоотношениях между формами, жившими на островах Маврикия, Родригес и Реюньон. «Наземные» неуклюжие малоподвижные птицы с резко редуцированными крыльями едва ли могли покрыть расстояния между отдельными островами, если их общий предок возник первоначально на одном из этих островов. Почти исключается также возможность пассивного переноса таких птиц от одного острова к другому. Следовательно, расселение по трем островам должно было произойти, скорее всего, до того, как предки трех видов дронтов приобрели характерное для них строение и свойственный им нелетающий образ жизни. Это внушает мысль о далеко идущем параллельном развитии в сходных экологических условиях.

Однако здесь мы не можем заниматься изучением этих вопросов эволюции, ограничимся лишь констатацией причин вымирания. Относительно этих причин давно нет никаких разногласий: дронты были истреблены человеком. Эти птицы, часто очень жирные и медленно передвигавшиеся, были легкой добычей моряков, посещавших острова; дронтов не только отстреливали мушкетами, ловили в сетях, но и били просто палками (Гринуэй, 1958).

Таким образом, нет сомнения в том, что дронты вымерли вследствие деятельности человека, хотя их исчезновение могло зависеть

не только от беспощадного истребления этих птиц ради их мяса (Гринуэй, 1958), но и от завоза животных, присутствие которых значительно ухудшало условия редевших популяций дронтов.

Обратимся теперь к причинам более поздних явлений вымирания среди птиц, происходившего преимущественно в 19 и 20 вв. Факты такого рода описывались, преимущественно специалистами-орнитологами, с большей достоверностью, чем данные, касающиеся более ранних эпох и сообщаемые подчас в полулегендарной форме. Этим объясняется скептическое отношение ученых к сведениям об этологических особенностях дронтов. Многие недавно вымершие формы птиц изучались ныне здравствующими специалистами. Чучела и шкурки таких птиц хранятся в различных музеях. Опубликованные в разное время сведения нередко дают представление о ходе вымирания — о последовательном сокращении ареалов соответствующих форм и поредении их популяций. Птицы — предмет наблюдения со стороны не только ученых специалистов, но и многих любителей природы, а также охотников. В настоящее время класс птиц находится в состоянии расцвета; к тому же это заметные животные, своим обликом и поведением, в частности пением, привлекающие к себе внимание не только взрослых, но и детей, как сельских жителей, так и горожан. Поэтому существенные колебания численности птиц нередко отмечаются в литературе специальной и общей, в монографиях и журнальных статьях. Нет другой обширной группы животных, которая пользовалась бы таким интересом, а иногда и любовью со стороны человека, как птицы. Итак, мы располагаем обильным материалом наблюдений над событиями вымирания птиц.

Для ознакомления с причинами вымирания птиц в недавнее историческое время возьмем, прежде всего, данные, касающиеся «географии вымирания». Такие сведения собрал Л. Гринуэй в своей книге «Вымершие и исчезающие птицы мира» (1958). «Географии вымирания» посвящен большой раздел книги. Этот автор утверждает, что после того, как умер последний представитель беспомощных нелетающих птиц — дронтов, за последние 270 лет вымерли 44 вида и 43 подвида птиц, форма и окраска которых нам известны по материалам, хранящимся в разных музеях, и история которых хорошо документирована. Специалисты тщетно искали их в течение многих лет, и мы можем быть уверены в том, что эти формы вымерли. Кроме того, автор приводит список форм — 12 видов и 7 подвидов, которые, по всей вероятности, тоже вымерли, хотя их вымирание не может быть признано вполне доказанным. Далее, в книге сообщаются сведения о птицах, более или менее близких к полному вымиранию, хотя небольшие их популяции в момент написания этой монографии еще существовали на более или менее ограниченных участках.

Отметим прежде всего, что, судя по сводке Гринуэя, последние ареалы распространения форм вымерших, вероятно, вымерших и близких к полному исчезновению, были и остаются в подавляющем большинстве случаев островными. Это острова Тихого, Атлантического и Индийского океанов, а также других обширных морей. Лишь немногие, просто единичные, формы вымерли за недавнее время на материках Северной Америки, Австралии, Африки и Евразии. Это примечательное обстоятельство не может удивлять нас. Вид, занимающий обширную площадь, не может вымереть сразу на всем ареале своего распространения — окончательному вымиранию предшествует последовательное сокращение ареала. Островной же ареал по самой природе своей ограничен, мал. Это либо последнее пристанище вида, уже исчезнувшего с большей части площади своего распространения, либо «очаг» вновь возникшей формы, еще не успевшей распространиться за пределы мест своего происхождения. В обоих случаях мощный фактор истребления может быстро привести к вымиранию такой формы с небольшим, узким ареалом. Если фактор вымирания действует на острове, которым ограничивается распространение данной формы, то экстерминация этой формы на острове равносильна полному и окончательному ее вымиранию.

Приведем некоторые из данных, изложенных Гринуэем в обзоре «География вымирания».

В разделе, посвященном островам Вест-Индии (Большие Антильские острова, Малые Антильские острова, Багамские острова), автор отмечает вымирание некоторых птиц на Кубе, Ямайке, Пуэрто-Рико, на некоторых Малых Антильских островах. Суммируя сведения, сообщаемые некоторыми натуралистами, автор считает вероятной причиной вымирания ряда форм, гнездившихся на почве, интродукцию человеком крыс и мангуста. На небольшом о-ве Сент-Кристофер один мелкий вьюрок пострадал от нападения обезьян, тоже ввезенных человеком. Многие птицы погибли вследствие преследования человеком.

За последние 200 лет в Северной Америке погибло больше видов птиц, чем на любом другом участке материковой суши равноценной величины. Это было прямым следствием внезапного возникновения многочисленного населения людей неамериканского происхождения. Люди преследовали птиц, охотились на них без всякого ограничения. Особенно страдали птицы, которые гнездились на маленьких островках, а не на самом материке Северной Америки. Весьма существенным фактором вымирания птиц было также обезлесение значительных пространств этого материка. По словам Гринуэя, в 1600 г., т.е. в приблизительную дату прихода европейцев в Северную Америку, восточная половина материка, от р. Миссисипи до Атлантического океана и приблизительно от 47° параллели в Южной Канаде до Прибрежных Равнин Северной Каролины,

была почти сплошь покрыта лесом. Теперь лес занимает около $^{1}/_{23}$ той площади, которая была под лесом до упомянутой даты, и к тому же нигде на всем этом пространстве не осталось непроходимых джунглей, которые сохранились лишь на немногих участках земного шара. Впрочем, выжигание леса практиковало и коренное население — индейцы. История недавнего вымирания птиц на материке Северной Америки показывает, что оно точно совпадает с проникновением туда европейцев и их цивилизации, а потому, как выражается Гринуэй (там же, стр. 39), «невозможно не думать, что одно из этих событий является следствием другого». Причины вымирания птиц, по Гринуэю, заключаются, без сомнения, в разрушении биотопов, уничтожении источников питания и преследовании человеком, причем последняя причина самая важная.

Вымирание видов птиц на Гавайских островах зависело по существу от тех самых факторов: от деятельности человека и интродуцированных им животных — опасных соседей для местных птиц, например кроликов, которые уничтожали растительность. Корабли, которые останавливались у островка Мидуей в 1941—1945 гг., завезли туда норвежских крыс: эти животные за два года перебили всех живших там нелетающих пастушков. Интродуцированные на Гавайские острова козы, овцы и крупный рогатый скот уничтожали местные растения и вытаптывали почву; европейцы вырубали лес для разведения там сахарного тростника, ананасов и кофе. Все это вело к вымиранию лесных птиц. Малочисленные популяции истреблялись интродуцированными животными — пожирателями птиц и их яиц.

Приблизительно ту же картину представляют другие острова Тихого океана. Корабли заносили крыс; немалую роль играли кораблекрушения: крысы выходили на берег, нередко множились на островах и островках, где они истребляли птичье население. Полного вымирания избегали обычно морские птицы благодаря их способности летать и обычным для них дальним полетам в поисках пищи. Однако нам придется сослаться на примеры, показывающие, что и такие птицы могли подвергаться полному истреблению вследствие деятельности человека.

Любопытные факты отмечает автор, например, относительно островов западной части Тихого океана. Случайная интродукция крыс, например китобойными судами, вызвала истребление почти всех наземных птиц. На островах, где прежде не было никаких млекопитающих, кроме летучих мышей, появились олени, козы, свиньи, овцы, множество собак и кошек. На одном из Каролинских островов — о-ве Кусайе множество крыс, вероятно, и «джунглевых крыс» (*Rattus ratus*), и «домашних крыс» (*R. norvegicus*). Вполне возможно, что ими и были истреблены некоторые птицы, хотя те же крысы встречаются и на других островах, где соответствующие виды птиц еще существуют. Возможной причиной этого

различия Гринуэй считает тот факт, что в начале 19 в. о-в Кусайе был излюбленным местом стоянки китобойных судов, которые часто останавливались там для очистки и ремонта, и таким образом интродуцировались и реинтродуцировались крысы, вследствие чего остров оказался кишащим огромными популяциями этих животных.

Гринуэй приводит много аналогичных случаев поредения популяций и полного вымирания птиц также в восточной части Тихого океана. Автор проводит параллель между островами Таити и Фиджи в отношении условий существования местных птиц. Различие между этими двумя группами островов зависело, как он утверждает, от отношения местного населения к европейцам. Китобойные и торговые суда пользовались Таити вплоть до образования там постоянного населения в 1830 г. Интродукция крыс имела катастрофические последствия. После колонизации начали проявляться, по словам автора, и другие последствия цивилизации. Возрастала обработка низменных земель вдоль побережий; интродуцированные растения начали вытеснять местные. Птицы лишались своих привычных биотопов. Помимо свиней, собак и крыс были интродуцированы лошади, коровы, козы, ослы и кошки. Имеются официальные и достоверные сведения о том, что у определенных островов суда должны были останавливаться для очистки и ремонта. При каждой такой стоянке, как говорит Гринуэй, на сушу выскальзывали сотни крыс.

Далее автор приводит сведения о резком ухудшении условий существования птиц на островах Новой Зеландии вследствие прихода европейцев. Это привело к быстрому сокращению площади, которую прежде занимали леса. Вопрос о вымирании моа и его причинах мы рассмотрели в другой главе, поскольку этот процесс был как бы последним эпизодом в постепенном исчезновении этих нелетающих птиц, начавшемся задолго до колонизации Новой Зеландии европейцами.

Мы уже говорили о Маскаренских островах Маврикия, Реюньон и Родригес, где жили знаменитые дронты. Однако, кроме дронтов, там жили и другие птицы. На о-ве Маврикия некогда жило не менее 19 видов птиц, а на о-ве Реюньон 13. Когда на о-ве Родригес поселилась небольшая колония французов в 1691 г., весь остров был покрыт лесом, остатки которого ныне сохранились лишь на рифовых отмелях. Ныне там возделываются преимущественно кофе и табак. Число видов птиц, относительно которых установлено, что они существовали на этом острове, не превышает девяти. Вымерло на о-ве Маврикия девять видов, на о-ве Реюньон семь видов, а на о-ве Родригес семь или восемь видов. Из этих 23 или 24 видов подавляющее большинство известно по костным остаткам или по рассказам путешественников; чучел или шкурок от них не сохранилось. Из всех животных, интродуцированных на

эти острова за последние 250 лет, наиболее грозными врагами птиц, несомненно, были черные и бурые крысы. По некоторым сведениям, они были занесены из Бомбея. Эти грызуны часто встречались (даже на деревьях) еще в 1768 г. Свиньи, чрезвычайно опасные для птиц, гнездящихся на почве, были завезены, по-видимому, португальцами вскоре после открытия ими островов. Первое упоминание о вредоносных макаках (*Macaca cynomalogus*) относится к 1606 г. По имеющимся сведениям, они жили на холмистых, скалистых, покрытых густым лесом участках, уничтожали яйца и молодых птиц. Кошки одичали, по-видимому, вскоре после возникновения поселений колонистов. Кроме того, акклиматизировались 11 видов млекопитающих, в том числе козы, олени, кролики и многие дикие животные с Мадагаскара.

Некоторые виды птиц, живущих на упомянутых островах Маскаренского архипелага, находятся на пути к вымиранию, встречаясь редко, в малочисленных популяциях.

Мы ограничимся этими отрывочными сведениями о «географии» вымерших и вымирающих птиц, почерпнутыми нами из книги Гринуэя, которая представляет собой далеко не полную, но все же наиболее обстоятельную сводку по данному вопросу.

Этот краткий обзор дополним некоторыми показательными примерами, дающими представление о факторах вымирания птиц в современную эпоху.

«В фауне СССР,— пишет Г. П. Дементьев (1940, стр. 558),— вымерла совершенно в историческое время одна только птица — замечательный очковый или стеллеров баклан *Phalacrocorax perspicillatus*, открытый Стеллером в 1741 г. на о-ве Беринга и истребленный около середины XIX в. (около 1850 г.; сохранилось лишь семь экземпляров чучел этой птицы, в том числе два экземпляра в Зоологическом музее Академии наук СССР, два экземпляра в Лондоне, один в Лейдене и один — в Гельсингфорсе). Птица была многочисленной до 1826 г., когда на Командорских островах постоянного населения не было; вымерла от преследования человека, хотя сокращению численности, быть может, способствовала и какая-либо эпизоотия». К этому можно добавить, что, по словам Гринуэя (1958, стр. 159), «непосредственной причиной искоренения этого вида был несомненно человек». Мясо птицы считалось алеутами деликатесом, ее беспощадно отстреливали. Это были крупные, неуклюжие и плохо летавшие существа с маленькими крыльями при весе до 6 *кг*. Поскольку путешественники называли стеллерова баклана «глупой птицей», Гринуэй считает возможным, что он совсем не боялся человека и его было легко убивать.

Короткохвостый, или стеллеров, альбатрос *Diomedea albatrus*, в отличие от только что рассмотренного очкового баклана, хорошо летающая птица, и тем не менее вид находится на грани пол-

ного вымирания. Небольшие популяции размножаются, по-видимому, до сих пор в западной части Тихого океана, к югу от Японии. Последнее достоверное сведение относится к 30 июня 1930 г., когда пять колец, снятых с птиц, окольцованных на о-ве Торисима (Понафидина), были возвращены в Токио. Эта популяция была, несомненно, доведена до грани вымирания вследствие хищнического истребления человеком. Правда, крупнейшая колония, колония Торисима, была уничтожена вулканическими извержениями 1933 и 1941 гг., но если бы не рейды рыбаков и охотников за перьями на меньшие колонии, численность птиц оставалась бы по-прежнему значительной. Гринуэй сообщает сведения об этих птицах, размножавшихся на о-ве Торисима с 1887 г., когда там впервые поселились люди. До 1900 г. там было от 10 до 50 человек. Они били птиц ударами по голове, когда они сидели в своих гнездах. По достоверным сведениям, относящимся к августу 1949 г., один человек без труда убивал в день от ста до двухсот птиц. В 1903 г. вулканическое извержение уничтожило всех охотников за перьями, но их место заняли другие. Когда колонию посетил один орнитолог в 1929 г., там оказалось около 2000 стеллеровых альбатросов. В 1933 г. их было менее ста. Такое сокращение численности отчасти зависело от выпаса скота на участках гнездовьев с 1932 г., но фатальной причиной было последнее массовое избиение, произведенное жителями в декабре 1932 г., когда было истреблено свыше 3000 альбатросов. В 1941 г. было новое извержение вулкана. В 1949 г. около острова не удалось обнаружить никаких стеллеровых альбатросов. Таким образом, несмотря на наличие других врагов, главным истребителем стеллерова альбатроса был и остается человек. Птицы эти встречаются на обширном пространстве от побережья Камчатки до островов Бородино и, может быть, Тайваня. Но гнездятся они на некоторых маленьких островах прямо на почве, и потому полное их истребление вполне во власти человека.

Поучителен также пример истребления бескрылой гагарки, или бескрылого чистика *Plantus impennis*, обычно называемого *Alca impennis*. Этот вид имел весьма широкое распространение в северной части Атлантического океана в плейстоцене, голоцене и историческое время (Лабрадор, Гренландия, Исландия, Дания, Ирландия, Шотландия, Северная Франция). Эта крупная (величиной с гуся) птица подвергалась преследованию из-за мяса (Дементьев, 1964). В Северной Европе она была многочисленной в XVI—XVII вв. В XVIII в. численность ее значительно снизилась. «Дольше всего она удержалась на небольших островах у южного берега Исландии. В XIX в. число гагарок резко сократилось; оставшиеся птицы стали подвергаться преследованию уже не только из-за мяса, но и собирателями зоологического материала. В 1830 г. в результате вулканических явлений было разрушено

основное место колониального гнездования бескрылых гагарок — о-в Гейрфуласкер. Оставшиеся птицы переселились на небольшой и сравнительно легко доступный о-в Эльдей, где 3 июня 1844 г. был убит последний экземпляр» (там же, стр. 683). Литература по бескрылой гагарке довольно обширна, и можно заметить некоторые противоречия в отдельных источниках. Однако так или иначе бесспорно, что в доисторические времена этот вид имел очень широкое распространение и уже тогда охотно употреблялся в пищу человеком, о чем свидетельствуют многочисленные остатки костей на значительном протяжении Атлантического побережья Северной Америки, Норвегии и Дании. Особенно интенсивному истреблению эта птица подвергалась в сравнительно недавнее время. Ее прикончил, несомненно, цивилизованный человек.

Странствующий голубь, *Ectopistes migratorius*, еще в прошлом столетии был в Северной Америке весьма широко распространенной птицей. Его стаи, как тучи, «затемняли небо», толстые ветки деревьев ломились под тяжестью опускавшихся на них птиц в течение первой половины XIX в. (Гринуэй, 1958). Однако массовые избиения птиц, вызываемые тем, что они вредили посевам, быстро сокращали численность странствующих голубей. «Причина гибели голубей — истребление человеком, чему способствовали массовые кочевки этой птицы, колониальное гнездование и доступное расположение гнездовий» (Дементьев, 1940, стр. 561). К 1870 г. птицы перестали размножаться большими концентрированными группами на прежней территории, за исключением относительно небольшого участка вокруг Великих Озер. К концу 90-х годов колониальное гнездование прекратилось. С 1884 г. птица стала чрезвычайно редкой (Гринуэй, 1958), хотя еще приблизительно до 1880 г. наблюдались большие стаи странствующих голубей. В 1909—1911 гг. была предложена награда в 1500 долларов всякому, кто сообщит хотя бы об одной гнездующей паре; эту награду не пришлось выдать (Гринуэй, 1958). «Последняя особь — самка — умерла в зоологическом саду Цинциннати в 1914 г.» (Дементьев, 1940, стр. 561). Таким образом, нет возможности сомневаться в том, что главной причиной вымирания странствующих голубей было массовое избиение их человеком, хотя Ж. Берлиоз (1950, стр. 839) утверждает, что «знаменитый странствующий голубь... был жертвой в одно и то же время убийственных эпизоотий и необдуманных избиений, производимых человеком».

Рассмотренные нами немногие примеры показывают, что вымирание не только видов, представленных относительно небольшими островными популяциями, но и широко распространенных видов могло иметь своей основной причиной деятельность человека.

Люди интенсивно истребляли птиц ради мяса, иногда ради перьев или для иных надобностей. Люди усердно уничтожали сре-

ду, в которой обитали многие птицы, прежде всего леса, тем самым лишая птиц необходимых для них местообитаний. Люди вольно или невольно завозили животных — мангустов, крыс и других, уничтожавших молодь и яйца, а то и взрослых птиц. Люди производили интродукцию животных — кроликов, коз, овец, крупного рогатого скота, интенсивно уничтожавших растительность и места гнездовий. Эти интродуцированные животные способствовали обезлесению более или менее обширных пространств, где после того не могли уже жить лесные птицы. Интродукция культурных растений вела к вытеснению местных, составлявших существенный элемент среды, в которых обитали птицы. В течение XVI—XX вв. распространение цивилизации вело не только к истреблению местного человеческого населения, но и к вымиранию местных форм животных, в частности птиц.

Нельзя, конечно, думать, что за этот отрезок времени не действовали или хотя бы были существенно ослаблены независящие от человека естественные факторы вымирания. Эти факторы, абиотические (как, например, извержение вулканов) и биотические (конкуренция между видами, эпизоотии и др.), не снимались вмешательством человека, хотя они проявлялись в обстановке, резко измененной человеком. Однако эти факторы действовали несравненно медленнее и слабее, чем человек: за такие короткие промежутки времени, как века и даже тысячелетия, естественные факторы не могли вызвать существенных событий вымирания птиц и других животных.

Чаще всего человек вызывал исчезновение видов, занимавших небольшие ареалы, прежде всего, островные. В таких случаях истребление популяции на одном острове оказывалось равнозначным полному вымиранию данного вида. Однако в сравнительно редких случаях деятельность человека была основным и решающим фактором исчезновения даже широко распространенных видов. Вполне естественно, что человеку легче истребить птиц нелетающих и сравнительно медленно передвигающихся, чем хорошо летающих. Однако мы видели, что именно человек истребил некоторые виды хорошо летавших птиц, особенно если ему были доступны места их колониальных гнездовий.

Истребление человеком островных видов птиц во многих случаях означало лишь завершение процесса вымирания, которое началось до человека и без всякого его участия. Человек принимал деятельное, даже решающее участие в уничтожении уже сильно сокращенных ареалов видов, уже шедших по пути вымирания. В других случаях избиению подвергались популяции тех эндемичных видов, которые всегда имели небольшой ареал распространения, ибо вся их эволюция, начиная от обособления от той или иной предковой формы, происходила на ограниченной площади, например на одном острове или нескольких островах одной группы. Так, нельзя сказать, что дронты в то время, когда их начали

истреблять люди, представляли реликтовые популяции: ареал каждого вида дронтов никогда не был более обширным, чем в эпоху их беспощадного избиения.

«ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕЛИКТЫ»

Мы уже неоднократно отмечали, что проблема вымирания не может быть рассмотрена в отрыве о закономерностей эволюции органического мира. Здесь мы коснемся одной категории филогенетических процессов, теснейшим образом связанных с явлениями вымирания форм, процессов, ведущих к возникновению реликтов. Эти процессы очень важны для понимания причин вымирания уже потому, что реликтовость сама по себе есть результат вымирания близких к реликту форм: «реликтизация» есть, без сомнения, следствие вымирания родичей той формы, которая перешла в состояние реликта и сохранилась в качестве такового. Окончательное вымирание данного вида или данного более крупного таксона не может миновать стадии реликтовости — это было достаточно убедительно показано еще Ч. Дарвином.

Одна из недавних попыток классификации реликтов принадлежит П. Фрикселлу (1962). Самое понятие «реликт» вызывает многие сомнения у различных исследователей. Некоторых ученых смущает то, что, понимая «реликт» как форму, идущую по пути вымирания, мы беремся предсказывать ее будущее, а такое предсказание может не оправдаться. Рассмотрев несколько обычных определений понятия реликт, Фрикселл (там же, стр. 110) приходит к выводу, что «точная дефиниция реликта, по всей вероятности, невозможна».

Воздержимся от полного и всестороннего рассмотрения вопроса о реликтах, в частности и от классификации реликтов. Несмотря на разногласия относительно сущности понятия реликт и классификации реликтов, нет сомнения в том, что когда говорят о реликтах, всегда имеются в виду популяции остаточные, сохранившиеся после исчезновения данной формы на большей части ареала ее распространения. Реликты иногда сохраняются на отдельных, более или менее ограниченных участках — рефугиях, или азилях,— «убежищах» в водной или наземной среде. Такие реликты иногда именуются географическими (см., например, Фрикселл, 1962, стр. 108). Подобные реликты обычно являются формами вымирающими, т. е. исчезающими после более или менее кратковременного пребывания в стадии реликтовости. Однако в отдельных случаях, попав в благоприятные условия среды, такие реликты могут выходить из состояния реликтовости и расширять ареал своего распространения. В этих относительно редких случаях процесс, ведущий к вымиранию, сменяется обратным процессом экспансии.

Наряду с такими, более или менее локальными реликтами (пользуемся термином Я. А. Бирштейна, 1947), мы вправе называть реликтом всякую форму, хотя бы имеющую и теперь широкое географическое распространение, но принадлежащую к таксону, который в прошлом достигал большего разнообразия и содержал более или менее многочисленные направления специализации. Эту категорию реликтов некоторые ученые, в частности Б. Б. Родендорф (1959а), называют филогенетическими реликтами. Вопросы эволюции реликтов этот автор освещает во многих своих работах (1946, 1959а, б). Филогенетический реликт, по Родендорфу, форма, характеризующаяся крайней систематико-филогенетической обособленностью, возникшей вследствие вымирания близких групп в геологическом прошлом. Такие реликтовые группы отличаются незначительной систематической раздробленностью, малочисленностью подчиненных систематических единиц. В содержательной статье о филогенетических реликтах Родендорф перечисляет примеры реликтовых типов, подтипов, надклассов, классов, подклассов, надотрядов, отрядов, подотрядов, семейств и более мелких таксонов. Все эти примеры свидетельствуют о вымирании многочисленных видов, родов и более крупных таксонов.

Ф. Дж. Дарлингтон (1957) тоже говорит о филогенетических, или «эволюционных», реликтах, понимая этот термин, по-видимому, в том же смысле, что и Родендорф. Так же как и Родендорф, Дарлингтон не считает локальное распространение обязательным атрибутом реликта.

Филогенетические реликты обычно обособлены, как правильно отмечает Родендорф (1959а), экологически и географически. Поскольку, однако, некоторые из них все же имеют довольно широкое географическое распространение, географическую обособленность, по нашему мнению, нельзя считать обязательным атрибутом филогенетической реликтовости. Та или иная степень экологической обособленности, напротив, свойственна всем филогенетическим реликтам. Самой основной чертой эволюции филогенетических реликтов Родендорф считает (там же, стр. 47) односторонность их филогенетических изменений: их приспособительная эволюция затрагивала «лишь некоторые системы органов и некоторые стороны жизнедеятельности». Возникновение подобных немногих приспособлений, по Родендорфу (там же, стр. 48), «определило и обеспечило само существование реликта вследствие свой полезности для жизнедеятельности». «Возникновение немногих, односторонних приспособлений может оказаться настолько полезным в эволюции данной древней ветви,— говорит Родендорф (там же, стр. 50),— что позволит ей превратиться в прогрессивную, широко распространенную группу». Заметим, что термин «прогрессивная группа» здесь употребляется, очевидно, в смысле «биологического прогресса» в понимании А. Н. Северцова, преуспеяния и широкого

расселения форм. Нам кажется, длительное выживание филогенетических реликтов определяется, действительно, степенью полезности соответствующих приспособлений, которые к тому же выводили такие формы из сферы конкуренции в биоценозах, поскольку в этих последних отсутствовали или были очень редки претенденты на ту же самую адаптивную зону. Трудно, например, сомневаться в том, что современные круглоротые — родичи ископаемых палеозойских бесчелюстных остракодермов.

Однако все филогенетические линии остракодермов давным-давно вымерли — их расцвет относится к силуру и раннему девону. Уточняя мысль Родендорфа, скажем, что миноги и миксины, своеобразнейшие «рыбы»-паразиты, выжили не только потому, что приспособление к необычному способу питания было очень полезно, но и потому, что оно было редкостным, даже уникальным в мире древних первичноводных позвоночных. Этим-то и объясняется, что до наших дней сохранились высокоспециализированные потомки группы, богато представленной в силуре и раннем девоне. Такое направление адаптивной радиации, очевидно, не встретило в своем развитии столь грозных конкурентов, которые решили судьбу всех других, более «нормальных», ветвей бесчелюстных. Только возникновением особой, беспрецедентной, экологической «ниши» можно объяснить колоссальный разрыв в геологической летописи бесчелюстных, с огромным пробелом от девона до нашего времени (миксины и миноги неизвестны в ископаемом состоянии). В классе непарноноздревых, или цефаласпидиморф, один подкласс костнопанцырных, или цефаласпидов, обильно и разнообразно представлен в позднем силуре и раннем девоне и почти исчезает из летописи в начале среднего девона (одна ветвь, впрочем, отмечается в начале верхнего девона); другой подкласс беспанцирных, или анаспидов, известен от верхнего силура до низов верхнего девона. Затем начинается громадный пробел в летописи, но нет сомнения в том, что класс не вымер окончательно, потому что он представлен в современной фауне круглоротыми. По нашему мнению, вымирание и выживание основных стволов непарноноздревых в основном правильно объясняется К. Лоренцом (1965). В силуре, по его словам, круглоротые (точнее — непарноноздревые) занимали очень многие экологические ниши, которые теперь принадлежат рыбам в собственном смысле слова. Среди тех древнейших рыбообразных форм были веретеновидные, несомненно, свободноплавающие формы, внешне гораздо более подобные относительно высокоорганизованным рыбам, чем все нынеживущие круглоротые, а также и многие другие высокоспециализированные представители данного ствола. В позднем силуре и девоне распространяются первые челюстные, или гнатостомы, и после этого исчезают все рыбообразные позвоночные, лишенные структур, которые могли бы обеспечить успешную экогенетическую экспансию, т. е. верхней и нижней

челюстей, а также плечевого и тазового поясов с парными плавниками, снабженными мощной мускулатурой. Из бесчелюстных сохраняются только немногие круглоротые, занявшие замечательную узкую экологическую нишу рыб-паразитов. Таким образом, Лоренц учитывает значение появления на жизненной арене новых конкурентов, с более совершенными адаптациями к ранее уже существовавшим условиям существования. Эти новые формы вытесняют животных, прежде занимавших данную зону, но не вызывают исчезновения тех из них, которые обладают высокоспециализированными приспособлениями к определенной нише, более или менее узкой и недоступной для большинства форм данного класса.

Э. Стеньшо (Пивто, 1964) делит надкласс Cyclostomi на классы Cephalaspidomorphi, Pteraspidomorphi и Thelodonti.

В классе Cephalaspidomoprhi — надотряды Osteostraci, Anaspida и Petromyzontida. К классу Pteraspidomorphi он относит надотряды Heterostraci и Myxinoidea. Таким образом, современные миноги и миксины происходят, по Стеньшо, от двух различных корней. Он утверждает, что петромизонтиды (миноги) и миксиноиды (миксины) сильно отличаются одни от других, хотя всем им свойствен сверлящий язык. Этот автор думает, что сверлящий язык мог развиться в обеих группах совершенно независимо. Эту идею Стеньшо поддерживает и развивает Э. Ярвик (1965). Нам кажется, что такую возможность отрицать нельзя. Если мысль Стеньшо правильна, то надо признать, что весьма своеобразная специализация в сходных направлениях привела некоторых цефаласпидоморф, с одной стороны, и птераспидоморф, с другой, к конвергентному сходству. Эти исключительно редкие аналогичные, хотя и не тождественные, адаптации обеспечили сохранение до наших времен Cyclostomi со сверлящими языками, остальные же группы этого надкласса совершенно исчезли, не выдержав конкуренции с более высоко организованными водными позвоночными и другими представителями водного, преимущественно морского, биоса.

Филогенетические реликты существуют, конечно, и среди растений. Здесь мы укажем на один такой пример, который представляется нам весьма демонстративным, хотя в данном случае реликтовость считается некоторыми ботаниками сомнительной.

В настоящее время существуют представители двух родов *Psilotum* и *Tmesipteris*, которые выделяются в особый тип псилотовых (Tmesopsida). *Psilotum* (два полиморфных вида) распространен в тропических и субтропических странах обоих полушарий, доходя на севере до Кореи, Южной Японии, Гавайских островов, побережья Южной Каролины, а на юге до Новой Зеландии и островов Окленд. *Tmesipteris* (два или несколько видов) представлен в Восточной Индии, Австралии, Новой Зеландии, Новой Каледонии, Новых Гебридах и на некоторых островах Полинезии, доходя на севере до Филиппинских островов.

Эту группу соединяли то с плауновыми, то с хвощами. Чаще всего псилотовые сближали с плауновыми. «Но такое сближение,— как утверждает А. Л. Тахтаджян (1956, стр. 126),— неестественно уже потому, что псилотовые, в отличие от плаунов, совершенно лишены корней, листовые их органы теломного происхождения (т. е. образовались в результате разветвления оси.— *Л. Д.*), спорангии срослись в синангии и расположены совершенно иначе, антеридии поверхностные, а не погруженные, и сперматозоиды со многими, а не с двумя жгутиками и, главное, иного строения». Псилотовые, по словам Тахтаджяна, достаточно резко отличаются также от Sphenopsida (членистостебельных, или хвощей). «Как считают в настоящее время многие ботаники, псилотовые являются прямыми потомками псилофитовых» (Тахтаджян, там же, стр. 127). Однако на этом основании, как говорит Тахтаджян, их еще нельзя объединить в один тип, как это делают некоторые авторы. Эти своеобразные нынеживущие растения, по словам упомянутого автора, резко отличаются от всех известных нам псилофитовых наличием теломных листовых органов и тем, что спорангии у них срослись в синангии. Тем не менее Л. Анберже (1960) в фундаментальном «Руководстве по систематической ботанике» связывает Psilotales с псилофитовыми. Во всяком случае псилотовые, по Анберже, — потомки псилофитовых.

Так или иначе несомненно, что некоторые весьма авторитетные ботаники сближают современные псилотовые с группой ископаемых растений, псилофитовых, исчезнувшей еще в девоне. Впрочем, другие компетентные специалисты смотрят на систематическое положение иначе. Так, известный палеоботаник Ф. Немейц (1963) противопоставляет отдел (понимаемый как таксон высшего ранга, соответствующий «филуму», или типу, животного мира) Psilophyta, с единственным классом Psilopsida, отделу Pteridophyta, состоящему из классов Lycopsida, Psygmophyllopsida, Sphenopsida и Polypodiopsida. При этом псилотовые он относит к классу псигмофиллопсид в качестве подкласса, наряду с подклассами Cladoxylidae, Noeggerathiidae, Philotidae, Pityidae и древнейшими типами из девона или нижнего карбона таксономически неясного положения. Однако кладоксилиды встречаются в девоне и нижнем карбоне, неггератииды — тоже палеозойская группа, питииды указываются из карбона-перми. Поэтому, если даже мы примем то понимание таксономического положения псилофитовых, которого придерживается Немейц, то нынеживущие *Psilotum* и *Tmesipteris* опять-таки должны быть признаны реликтами палеозойского класса растений. И при таком толковании ни в мезозое, ни в кайнозое нет никаких ископаемых форм, которые можно было бы отнести к подклассу Psilotidae. Немейц пишет, что оба рода (*Psilotum* и *Tmesipteris*) сохранили ряд архаических признаков и что они выжили как действительно очень старые реликты.

«Именно потому,— по словам данного автора (там же, стр. 252),— так часто высказывалось мнение, что они находятся в прямых родственных отношениях с примитивнейшими сосудистыми растениями, т. е. с классом Psilophyta. Тем не менее тут нельзя игнорировать целый ряд прогрессивных признаков, не только морфологических (из которых многие подвергались упрощению вследствие вторичной редукции), но и анатомических».

Эта небольшая группа, особняком стоящая в современной флоре, представляет, на наш взгляд, выдающийся филогенетический интерес. Она является предметом исследований, которые могут привести необотаников и палеоботаников к важным теоретическим выводам. Было бы желательно дальнейшее, более глубокое изучение вопроса о значении вторичного упрощения строения в эволюции предков псилотовых. Однако при нынешнем состоянии знаний наиболее вероятно, как мы видели, мнение о древности это группы и ее реликтовом характере.

Группа, представленная лишь двумя нынеживущими родами и не имеющая предков или родичей среди известных палеоботаникам растений кайнозоя, мезозоя, а может быть, и верхнего палеозоя (карбона и перми),— совершенно уникальное явление в мире растений. Однако мы знаем теперь уже несколько ярких примеров выживания реликтов морских животных, ближайщие родичи которых известны нам лишь из очень древних отложений палеозоя. Наземная среда, вероятно, в общем менее благоприятна для сохранения таких филогенетических реликтов. Но ведь таковые все же существуют в современной фауне суши. Поэтому не будет ничего удивительного, если современные псилотовые окажутся несомненными реликтами псилофитов или какой-либо иной палеозойской группы наземных растений. Формы обоих родов либо ведут эпифитный образ жизни, причем растут на стволах древовидных папоротников и на других деревьях, либо произрастают на перегнойной почве и в трещинах скал. Никаких признаков корня у них нет даже в зародышевой стадии развития. Отсюда Тахтаджян делает вывод, что корней у них никогда не было, и их отсутствие является, следовательно, признаком примитивности, а не результатом редукции и атрофии. Это представляется нам вполне вероятным, тем более, что псилотовые обнаруживают и другие признаки весьма древней организации. В таком случае столь длительное выживание этих реликтов можно объяснить наличием своеобразных приспособлений, в частности, отмечаемым в книге Тахтаджяна «интересным явлением фагоцитоза — переваривания внутриклеточного мицелия» в тканях ризомоида («корневища») у *Psilotum*.

Обнаружение реликтов среди и с к о п а е м ы х организмов представляет значительные трудности. Ведь нахождение тех или иных форм лишь в немногих местах или даже в одном местонахождении может зависеть от неполноты наших сведений, от того, что

остатки этих форм еще не попали в музейные хранилища окаменелостей. Тем не менее иногда можно с большой уверенностью говорить, что изучаемая форма (или группа форм) была в соответствующий момент геологического времени бесспорно реликтовой.

Реликтами, по-видимому, были некоторые формы моллюсков, встречающиеся в отложениях мэотического яруса. В самом деле, несмотря на наличие в мэотисе ракушников, сплошь состоящих из остатков раковин моллюсков, несмотря на довольно хорошую изученность мэотической фауны моллюсков из многочисленных местонахождений юга СССР, такие формы, как *Arca maeotica*, *Nassa retowskii*, *Nassa andrussovi* и многие другие, до сих пор известны каждая лишь из одного местонахождения. Некоторые формы встречены более чем в одном местонахождении и все же отсутствуют в подавляющем большинстве известных местонахождений обильных и разнообразных комплексов мэотических форм. Мы вправе думать, что, по крайней мере, некоторые из таких форм были настоящими реликтами в мэотическом бассейне.

Возьмем другой пример. Бластоидеи — класс прикрепленных иглокожих, довольно широко распространенных в нижнем карбоне Северной Америки, но гораздо реже встречающихся в отложениях того же возраста на территории Европы. В более молодых отложениях карбона они уже редки. Один род и вид известен из нижней перми Урала (Геккер, 1964), зато много родов и видов обнаружено было в перми о-ва Тимор (Зондский архипелаг). Можно даже подумать, что в пермское время многие существовавшие тогда формы бластоидей были реликтами. Может быть, даже весь класс в целом представлял собой в перми реликтовую группу?

Однако вопрос о возможной реликтовости бластоидей в действительности не решается так просто.

Наиболее обильно представлен этот класс, действительно, в нижнем карбоне. В более молодых отложениях карбона бластоидеи редки. Род *Pentremites*, правда, часто встречается в некоторых местонахождениях Северной Америки, соответствующих по возрасту среднему карбону, но в других местах средний и верхний карбон почти лишены ископаемых этой группы. Однако на о-ве Тимор в отложениях, определяемых как пермь, включая верхний отдел данной системы, было открыто много форм из этого класса. В настоящее время известно не менее 20 родов (из которых 17 встречаются лишь в перми) и 67 видов бластоидей из пермских отложений Тимора. Это составляет весьма внушительную долю всех родов и видов данного класса. До настоящего времени описано всего около 50 родов и свыше 300 видов бластоидей. Поэтому открытие тиморских ископаемых этого класса было большой неожиданностью для специалистов.

Одно время даже предполагалось, что бластоидеи полностью вымерли после раннего карбона. Однако представители класса

обнаружены в перми СССР: *Codaster* на Тимане и *Angioblastus* в нижнепермских отложениях Среднего Урала.

Правда, находки на о-ве Тимор говорят о том, что бластоидеи продолжали там существовать до поздней перми включительно. Но можно ли думать, что в то время это были реликты — либо географические, либо филогенетические? Ответить на этот вопрос трудно. Тиморские бластоидеи представлены многочисленными и разнообразными формами. Трудно думать, что район Тимора был долгое время своего рода убежищем для этих типично морских животных. Кроме того, находки бластоидей в нижней перми Восточно-Русской впадины свидетельствуют о том, что бластоидеи имели весьма широкое географическое распространение в пермском периоде или, по крайней мере, в раннепермской эпохе. Учитывая довольно большое разнообразие тиморских бластоидей. мы думаем, что это разнообразие не могло возникнуть на ограниченном участке какого-то небольшого рефугиума. Но вполне возможно, что распространение различных форм и их групп зависело от физико-географических условий и что определенные группы форм были связаны с определенными зоогеографическими провинциями.

Итак, у нас нет оснований утверждать, что тиморские бластоидеи жили в каком-то рефугиуме и представляли собой реликтовые формы. Вообще установление реликтового характера ископаемых форм — дело нелегкое. Во многих случаях изолированность нынешних местонахождений ископаемых форм — не только наземных, но и морских — зависит от неполноты геологической летописи, а в других — от существования зоогеографических или фитогеографических провинций, вообще от биогеографического размещения ископаемых форм.

ИЗУЧЕНИЕ РЕЛИКТОВ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ И ПРИЧИН ВЫМИРАНИЯ

Как мы уже сказали, изучение реликтов, условий и причин их возникновения, закономерностей их развития совершенно обязательно для понимания факторов вымирания органических форм. Между тем, как справедливо отмечает Родендорф (1959а, стр. 48), «большинство филогенетических реликтов мы знаем очень неполно». Многие реликты, по словам этого автора, «лишь зарегистрированы, но почти совсем не изучены». Очень многие, добавим мы, пока еще даже не «зарегистрированы». Тем не менее при обзоре явлений вымирания в истории разных групп организмов мы уже не раз говорили о процессах сокращения ареалов обитания форм,

что, в сущности, означает процесс развития реликтовости. При рассмотрении вопроса о причинах вымирания различных групп животных и растений мы упоминали реликтовые формы, если даже и не называли их таковыми. Это касается, например, отдельных родов нынеживущих растений — как голосеменных, так и покрытосеменных.

Дарвиновская концепция вымирания организмов вполне подтверждается фактами палеонтологической науки. В огромном большинстве случаев мы убеждаемся, что та или иная группа не исчезла в один геологический момент и что до окончательного вымирания группы обычно наблюдается сокращение числа ее членов, которые, следовательно, исчезают обычно разновременно; далее, в полном соответствии с дарвиновской концепцией мы очень часто можем установить, что исчезновение формы (или группы форм) не бывает сразу повсеместным и что до окончательного ее исчезновения происходит сокращение области обитания данной формы (или группы).

Около десятка лет назад датский зоолог А. Лемхе (1957) сделал вызвавшее сенсацию сообщение о находке в Тихом океане популяций моллюсков нового рода *Neopilina*, принадлежащего группе Tryblidiacea, самые поздние представители которой были известны из отложений нижнего девона. Нынеживущие неопилины обитают в абиссальной области океана. Ископаемые же были встречены в мелководных отложениях нижнего палеозоя и нижнего девона. Мы вправе думать, что в те отдаленные времена Tryblidiacea жили в морском мелководье. После они могли распространиться в глубоководных частях Мирового океана. Но выше нижнего девона эта своеобразная группа двустороннесимметричных морских донных моллюсков совершенно исчезает из расшифрованной учеными геологической летописи. Можно думать, что с течением времени из мелководной полосы моря они были вытеснены врагами и конкурентами, более приспособленными к местообитаниям такого типа, а остатки животных относительно глубоководных частей моря редко попадают в руки исследователей. Так или иначе, современные глубоководные формы рассматриваемой группы можно считать реликтами некогда более широко распространенного таксона.

Из пластинчатожаберных моллюсков вспомним прежде всего тригоний, столь разнообразных, многочисленных и широко распространенных в юрских и меловых отложениях всех частей света, но ныне представленных немногими видами, живущими у берегов Австралии.

Очень показательным примером реликтовости служат современные представители семейства Trigoniidae. В этом отношении интересна работа И. Деше (1966), в которой собраны и проанализированы материалы по кайнозойским и нынеживущим триго-

ниидам. Постмезозойские тригонииды принадлежат к двум родам: *Eotrigonia* и *Neotrigonia*. Эотригонии известны лишь в ископаемом состоянии в Южной Австралии из отложений, возраст которых варьирует, по мнению исследователей, от нижнего эоцена до миоцена. В некоторых местах ископаемые эотригонии встречаются довольно часто. Род *Neotrigonia* представлен как ископаемыми кайнозойскими, так и нынеживущими формами. Последние обитают на побережье Австралии и Тасмании. Ископаемые формы этого рода найдены в отложениях Южной Австралии, которые обычно считаются принадлежашими к миоцену и плиоцену.

Род *Corbis*, современные представители которого встречаются лишь в Индийско-Тихоокеанской провинции,— единственный в кайнозое и в нынешней фауне род, принадлежащий к довольно обильному в мезозое семейству Corbidae. Верхнепалеозойское и мезозойское семейство Parallelodontidae представлено в кайнозое и в настоящее время только одним видом *Cucullaea*, который после палеоцена встречается редко. Теперь он живет лишь в Индийско-Тихоокеанской провинции. К мезозойским реликтам можно отнести также роды *Perna* и *Pholadomya*. Из брюхоногих упомянем обширную в мезозое группу плевротомарий, немногие виды которой продолжают жить у берегов Вест-Индии, Японии и Молуккских островов. Современный *Nautilus*, ныне представленный немногими видами, живущими в тропических морях между Юго-Восточной Азией и Австралией, также является реликтом большой группы, многочисленные и разнообразные формы которой встречаются в ископаемом состоянии во всех странах земного шара.

Особый интерес представляют связи современной глубоководной и ископаемой фаун Decapoda. Многие ныне исключительно глубоководные группы (Eryonidae, Prosoponidae, Holomidae, Dynomenidae) в предыдущие геологические периоды обитали в области морского мелководья.

По мнению Бойрлена (1933), заселение морских глубин происходило не постепенно, а несколькими волнами; особенно интенсивно этот процесс протекал в поздней юре, позднем меле и позднем эоцене.

Во всяком случае, для десятиногих ракообразных большие океанические глубины послужили убежищем, где сохранились до наших дней многие примитивные формы, исчезнувшие из области морского мелководья.

Другим убежищем для некоторых групп являются пресные воды. Например, надсемейство Nephropsidea, представленное в юре и меле большим количеством видов и родов в области морского мелководья, ныне оказывается оттесненным в большие океанические глубины (Nephropsidae), с одной стороны, и в пресные воды (речные раки семейств Astacidae, Parastacidae и Austrastacidae) — с другой.

Можно было бы привести много таких примеров из типа членистоногих, к которому принадлежит знаменитый мечехвост (*Limulus*), и других типов беспозвоночных, но в нашу задачу, конечно, не входит перечисление всех случаев этой категории. Много подобных случаев можно было бы указать среди морских ежей. Мы ограничимся здесь упоминанием лишь трех семейств, богато представленных в мезозое и скудно в современной фауне: Saleniidae, Centrechinidae и Physosomatidae.

Для изучения закономерностей вымирания органических форм большой интерес представляют погонофоры — тип морских низкоорганизованных животных, установленный лишь недавно А. В. Ивановым (1960), который посвятил этому типу капитальную монографию.

Вскоре после опубликования этой работы заинтересовавшиеся ею палеонтологи открыли ископаемых представителей погонофор. Б. С. Соколов (1965а) обнаружил формы этого типа, выделенные им в отряд Sabelliditida, в нижнем кембрии и даже в венде. Они имеют широкое распространение на территории Евразии, на Русской и Сибирской платформах. В глинистых сланцах они нередко встречаются в изобилии. Польский исследователь Р. Козловский (1967) обнаружил две формы погонофор, названные им *Ivanovites fundibulatus* и *Sokolovites pogonophoroides*, в валунах органогенных известняков ордовика. Согласно исследованиям Соколова, в начале кембрия погонофоры жили в неритовой зоне, а после прогрессивно перемещались в направлении больших глубин, быть может, в связи с развитием в неритовой зоне различных хищных животных. «Но нахождение трубок погонофор в органогенных известняках ордовика совместно с водорослями (Gloeocapsomorpha) и бентонными граптолитами,— по словам Козловского (1967, стр. 102),— указывает, что по меньшей мере некоторые погонофоры жили еще в эту эпоху в водах небольших глубин».

В настоящее же время погонофоры — преимущественно глубоководные формы. По нашему мнению, ныне живущих погонофор нельзя считать настоящими реликтами, ни «филогенетическими», ни географическими, так как в современной фауне они представлены довольно обильно. Но можно сказать, что они находятся на пути к состоянию реликтов и вымиранию. В самом деле, они живут главным образом в глубоководных условиях. А ведь в раннем палеозое, особенно в нижнем кембрии, они были богато представлены в мелководной зоне моря, хотя в ордовике их остатки встречаются гораздо реже, чем в нижнем кембрии (Козловский описал *Ivanovites fundibulatus* лишь по одному маленькому обломку трубки, а *Sokolovites pogonophoroides* — по единственному еще меньшему фрагменту).

В более молодых отложениях погонофоры пока нигде не найдены. Это наводит на мысль, что для большинства погонофор глу-

боководная область моря теперь является как бы убежищем, где они могут еще существовать, что только благодаря приспособлению к жизни в этой области они дожили до наших дней. Однако такое заключение может оказаться поспешным. Дело в том, что погонофоры имеют органический, хитиноидный скелет. В разных местах этой книги мы отмечали, что такие скелеты в общем сохранялись лучше в древнейших отложениях, чем в более молодых, потому что с течением времени совершенствовалась разрушительная деятельность бактерий и других организмов, производящих разложение органического материала. Итак, вполне возможно, что и значительно позже ордовика части моря, расположенные глубже неритовой зоны, были более или менее обильно населены погонофорами, хотя ископаемые остатки этих организмов сохранялись тогда крайне редко.

Среди современных позвоночных известно большое количество реликтов когда-то богатых и широко распространенных групп. Лишь в качестве немногих примеров реликтов и вообще очень ограниченных в своем распространении «остаточных», ныне бедных формами групп могут быть названы: из рыб — акула *Heterodontus*, по-видимому, реликт надсемейства Heterodontoidea, древней группы, остальные роды которой известны от карбона до мела; все нынешние двоякодышащие рыбы, а также *Polypterus* и *Calamoichthys* (оба эти рода, живущие в тропической Африке, в нынешней фауне представляют некогда большое семейство палеонисцид); американские *Amia* и *Lepidosteus* (остатки обильного в мезозое, особенно в юре, отряда Holostei); из рептилий — новозеландская гаттерия, которою ныне представлен древний отряд клювоголовых; крокодилы, водившиеся в прежние времена и в Европе; из птиц — страусы; из млекопитающих — сумчатые (опоссумы еще в раннетретичное время жили не только в Америке, но и в Европе и Азии, а в позднемеловое время примитивные сумчатые имели, по-видимому, всемирное распространение), мадагаскарские Centetidae, африканский трубкозуб (*Orycteropus*), хоботные, лемуры. Вообще говоря, среди позвоночных наблюдается множество подобных форм и групп форм. Исключительно выдающийся интерес представляет открытие у юго-восточного берега Южной Африки живого представителя кистеперых рыб — Crossopterygii, т. е. того самого подкласса класса Osteichthyes, к которому, по довольно единодушному утверждению компетентных специалистов, принадлежат и предки четвероногих позвоночных. Найденная рыба, которой Дж. Смит (1940) дал название *Latimeria*, имеет 1,5 *м* в длину. Она принадлежит к отряду Coelacanthini, представители которого известны с девона до мела. Мезозойский реликт *Latimeria* представляет одну из блестящих иллюстраций отмеченного выше дарвиновского положения, что окончательное вымирание какой-нибудь группы — обычно весьма медленный

процесс. В то же время тот факт, что эта ныне живущая рыба известна пока по единичным экземплярам, напоминает нам о том, насколько еще скудны и отрывочны наши сведения из истории даже тех групп, которые сравнительно хорошо изучены палеонтологами: ведь в кайнозойских отложениях еще не найдено ни одного ископаемого из группы кистеперых рыб.

Многие группы имеют ныне гораздо более ограниченное распространение, чем в прежние геологические времена, например бокошейные черепахи (ныне живущие лишь на материках южного полушария, но встречающиеся в меловых и эоценовых отложениях также и в Северной Америке, и в Европе), жирафы, гиппопотамы.

Изложенное в этом и предыдущем разделах показывает, что реликты и формы, занимающие явно сокращенные ареалы, подтверждают правильность дарвинистского понимания причин вымирания и его закономерностей.

Реликты групп, которые некогда имели очень широкое распространение, сохраняются очень долго либо благодаря приспособлению к особо узким экологическим нишам, либо вследствие «ухода» в такие области, где они встречают сравнительно мало конкурентов. К первым принадлежат, например, миноги и миксины; ко вторым — многие обитатели очень глубоких участков морского дна.

Долговечность реликтов — одно из убедительных доказательств несостоятельности как виталистических, так и «ударных» гипотез вымирания организмов.

ПРИМЕРЫ СОКРАЩЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ НЫНЕЖИВУЩИХ ВИДОВ

В некоторых случаях довольно точно учитывается численность популяций крупных млекопитающих, живущих в естественных условиях. Такие сведения имеются, например, о бизонах, носорогах и слонах. Они дают представление о скорости сокращения или даже увеличения популяции.

Здесь мы ограничимся лишь двумя примерами из жизни крупных зверей современности.

Ж. А. Травассос Сантос Диас (1961) сообщает интересные сведения о численности носорогов в Африке. Там различаются два вида: *Diceros bicornis* и *Ceratotherium simum*, относимые зоологами к особому подсемейству Dicerotinae, которое противополагается другому, азиатскому, подсемейству Rhinocerotinae. К каждому из африканских видов принадлежат по два подвида: *Dic. bicornis*

bicornis, *Dic. bicornis somaliensis*, *Cer. simum simum* и *Cer. simum cottoni*.

Травассос Сантос Диас дает довольно подробные сведения о численности популяций этих таксонов, хотя и не подводит общих итогов по подвидам. Поэтому мы можем говорить лишь о порядке величин, соответствующих численности каждого вида. Так, численность *Dis. bicornis bicornis* в разных районах колеблется от немногих десятков, если не от одного десятка, до 3—4 тыс., но в большинстве случаев не превышает сотни особей. Общая численность едва ли превосходит 10 тыс. особей. Значительно ниже численность всех популяций другого подвида — *Dic. bicornis somaliensis*. Она, по-видимому, не достигает и 1 тыс. Любопытные данные приводятся относительно *Ceratotherium simum simum*. В Зулуленде имеется единственный, по словам автора, хорошо содержимый заповедник Умфолози, где живет свыше пятисот особей; в другом сохранилось около дюжины этих животных. Трудно составить сколько-нибудь точное представление о численности другого подвида — *Cer. simum cottoni*, потому что о территории Конго автор говорит лишь, что там этих зверей «много» в Национальном парке Гарамбы. Ясно, однако, что общая численность популяций этого подвида выражается не более чем немногими тысячами особей. По словам автора, до прихода европейцев носорогов в Африке было очень много, несмотря на преследования со стороны арабов и негров. Численность животных катастрофически падала, и власти были вынуждены в конце прошлого века ввести строгие правила, чтобы предупредить окончательное истребление этих зверей.

Травассос Сантос Диас уделяет особое внимание популяциям носорогов в районе Мапуто (Мозамбик). Он говорит, что исчезновение носорогов в этом районе, как, впрочем, и во многих других областях Африки, вызвано преследованиями со стороны охотников, которые истребляли этих животных либо ради спортивного интереса, либо ради наживы. Автор решительно возражает против довольно распространенного мнения, будто бы причина исчезновения носорогов является «внутренней» и заключается в их своеобразных повадках и «психопатическом темпераменте». Эта гипотеза опровергается уже тем фактом, что за последние пятьдесят лет в некоторых заповедниках и парках численность носорогов значительно возросла. Например, в 1896 г. в Зулуленде было с десяток носорогов, а теперь их в заповеднике Умфолози более пятисот.

А. Ч. Брукс и И. О. Бесс (1962) сообщают сведения об изменениях численности африканского слона *Loxodonta africana* за период от 1929 по 1959 г. В течение этого времени работниками департамента охоты и рыболовства Уганды было отстрелено 31 966 слонов, т. е. в среднем убивали 999 особей в год. Кроме того, до-

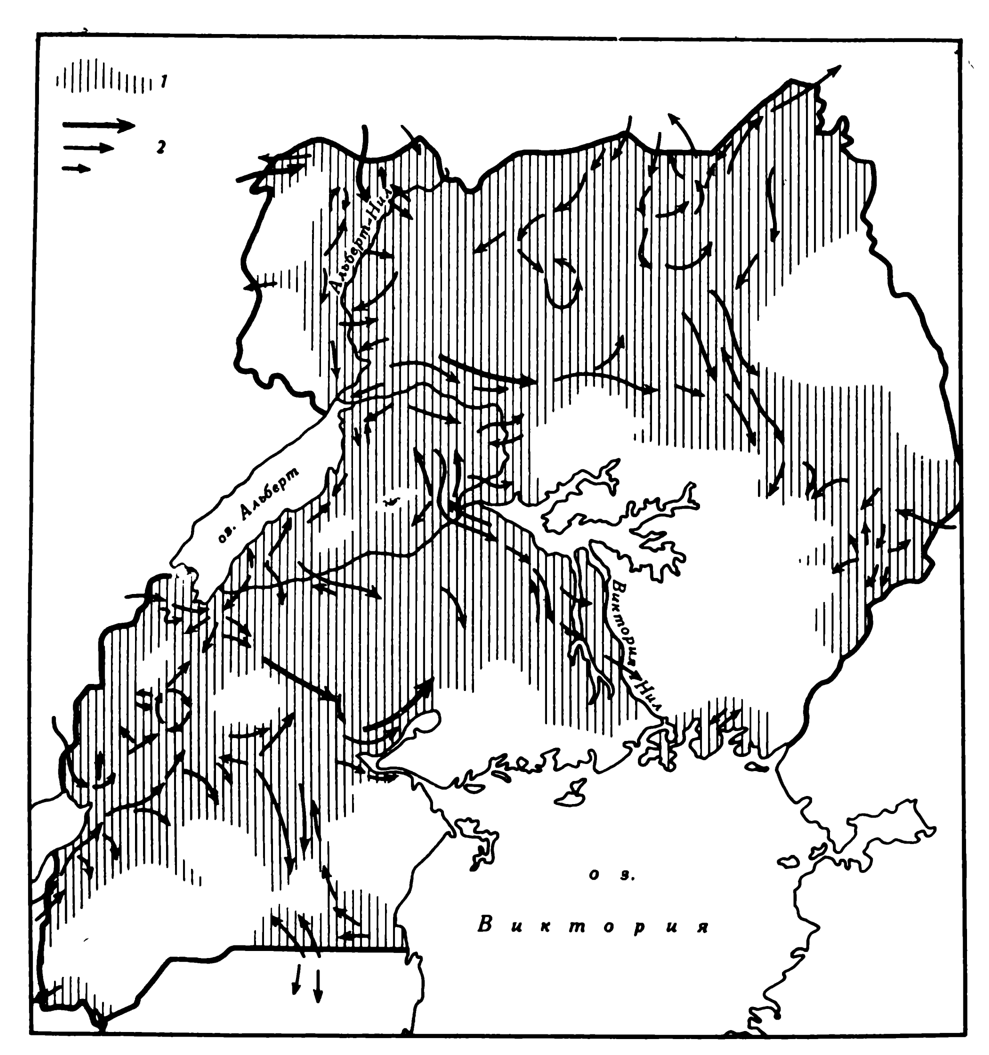


Рис. 27. Распространение и передвижения слонов в Уганде в 1929 г. (по Бруксу и Бессу)

1 — области распространения слонов; 2 — направления передвижений слонов

полнительно по особым разрешениям было отстрелено около 8170 слонов. Как это отразилось на ареале распространения слонов в Уганде, отлично видно на схематических картах (рис.27, 28). Первая карта показывает распространение слонов на указанной территории в 1929 г., вторая — в 1959 г. Сразу же бросается в глаза резкое сокращение первого ареала и разрыв его на мелкие ареалы. В 1929 г. ареал, который занимали популяции слонов, составлял около 70% всей территории Уганды. В 1959 г. слоны сохранились

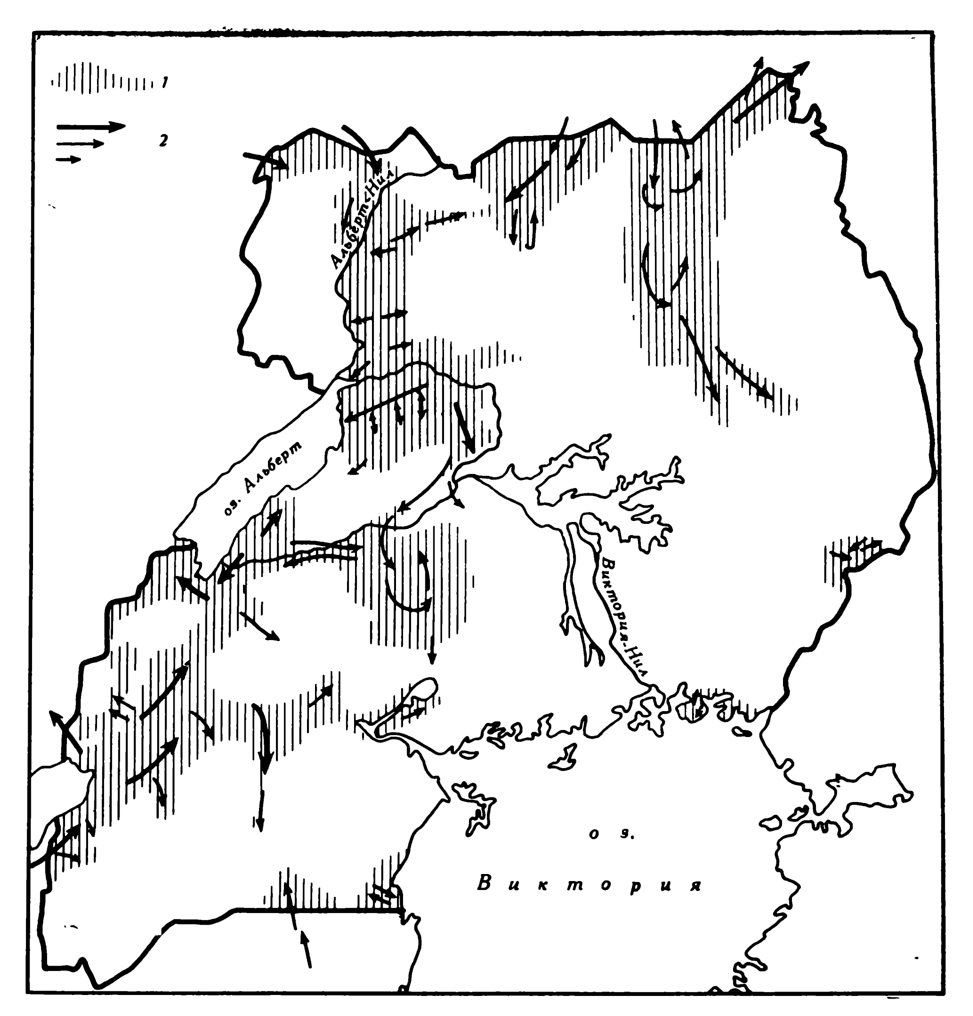


Рис. 28. Распространение и передвижения слонов в Уганде в 1959 г. (по Бруксу и Бессу)

Условные обозначения те же, что на рис. 27

лишь на 17% этой территории. И такое катастрофическое сокращение произошло за три десятка лет, несмотря на сдерживающую деятельность контролирующей организации. Этот процесс связывают преимущественно с развитием сельского хозяйства. В 1959 г. около 95% всей сохранившейся популяции слонов приходилось на участки заповедников. Расчленение единого ареала на мелкие затрудняет миграции животных из одного района в другой: слоны живут небольшими популяциями, занимающими очень маленькие участки.

Это, по-видимому, тоже способствует их скорейшему вымиранию. Нетрудно видеть, что, если не будут приняты срочно строгие меры, очень скоро, может быть, через несколько лет, слоны в этой стране вымрут окончательно.

Уже эти примеры со всей возможной ясностью показывают, что очень скоро, быть может, даже через несколько лет, все, без исключения, крупные животные суши станут вымирающими реликтами, если не будут приняты международные меры к их охране. За ними вскоре последуют и все крупные животные морей; большинство их пока еще можно спасти от окончательного истребления.

ВЫВОДЫ И ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Наш краткий и весьма неполный обзор недавно вымерших и вымирающих органических форм позволяет нам сделать общие выводы и высказать некоторые соображения.

В попытках объяснить вымирание форм и групп форм за относительно недавнее время некоторые исследователи преувеличивают роль абиотических факторов и умаляют значение отношений между организмами. Между тем даже такой мощный фактор, как оледенение, мог непосредственно вызвать лишь локальное или региональное вымирание форм, а не гибель более или менее широко распространенных видов. В последний период геологической истории на смену выступает новый фактор, часто именуемый антропическим, т. е. деятельность человека. Уже на ранних этапах своего «доисторического» развития человек истреблял многих животных и существенно влиял на растительность. С течением времени эффект этой деятельности человека быстро и с возрастающими скоростями усиливался. В частности, большое значение имело начало пользования огнем, вызывавшим лесные пожары, которые облегчали человеку преследование крупной дичи. Но особенно сильно растет разрушительная деятельность цивилизованного человека.

В настоящее время едва ли не все крупные позвоночные суши, за исключением домашних животных, находятся на самой грани полного истребления. Если в ближайшие годы не будут приняты самые энергичные меры по охране животных, почти все звери, кроме разве мелких грызунов-вредителей, почти все птицы, кроме некоторых спутников человека, и почти все остальные более или менее крупные позвоночные суши, могущие интересовать человека как объект охоты, будут полностью уничтожены. Некоторое время такие животные могут пережить в зоологических парках и садах, но ненадолго: они скоро вымрут нацело и там. Несколько дольше память о них сохранится в музеях, где собраны их чучела. Но

опыт показывает, что и чучела даже самых красивых птиц сберегаются в музеях не очень долго; вероятно, лишь рисунки и фотографии будут единственными источниками наших знаний о животном мире недавнего прошлого. Люди последующих поколений будут с интересом слушать рассказы своих отцов и дедов о всевозможных животных, которых можно было видеть еще около десятка лет назад; эти рассказы будут восприниматься как мифы и сказки о драконах и легендарных чудовищах.

В настоящее время существуют формы, систематическое положение которых, так же как зачастую их экологическое и географическое распространение, указывают на то, что эти организмы являются вымирающими; они принадлежат, так сказать, скорее к прошлому органического мира. Такие формы обычно называются реликтами. Иногда употребляется также выражение «живые ископаемые».

Недавно Э. Тениус (1965) опубликовал интересную книгу под заглавием «Живые ископаемые». Такое выражение встречается в «Происхождении видов» Дарвина. С. Касань (1967), посвятивший этому предмету особую статью, говорит, что, насколько ему известно, это выражение было употреблено впервые Дарвином именно в «Происхождении видов».

Мы не вдаемся здесь в анализ понятия «реликт» и не будем пытаться разработать классификацию реликтов. Чаще всего различают две категории реликтов: «реликты географические», характеризуемые малым ареалом распространения, и «реликты филогенетические», принадлежащие к таксонам, в прошлом содержавшим многочисленные органические формы и группы форм, а ныне бедные ими.

К этим типам реликтов А. Гандлирш (1909) присоединял еще третий — «реликты количественные», представленные ныне малочисленными популяциями. Заметим, что разграничение этих типов представляется нам довольно условным, и потому они имеют лишь относительное значение. Так, филогенетический реликт может быть одновременно и географическим, а также и количественным.

Существование реликтов подтверждает дарвиновское понимание вымирания, в частности то положение, что окончательное вымирание может сильно затянуться и наступить значительно позже вымирания основной массы форм данного таксона.

На зависимость вымирания широко распространенных таксонов от межвидовых взаимоотношений организмов указывают характерные черты приспособленности некоторых реликтов к определенным условиям существования, в которых они встречают меньше врагов и конкурентов, чем в среде обитания своих предков. Одни из таких реликтов приспособлены к глубоководной жизни (неопилины, погонофоры, некоторые ракообразные и т. д.), другие — к своеобразному паразитическому образу жизни, который был

чужд более древним формам того же таксона (например, нынеживущие круглоротые, миноги и миксины, из растений — псилотовые). Подобные приспособления позволяли некоторым формам избежать сильного давления со стороны конкурентов, лучше приспособленных к данной экологической обстановке, и жить в среде, где опасных конкурентов либо вовсе не было, либо было относительно мало.

Итак, факты и материалы, касающиеся более или менее недавних явлений вымирания, подтверждают мысль о первенствующем значении биотического фактора вытеснения широко распространенных форм и групп форм организмов.

РАЗДЕЛ ДЕВЯТЫЙ

ВЫМИРАНИЕ, ЗАВИСЯЩЕЕ ОТ ЛОКАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Правильная, дарвинистская, постановка проблемы вымирания немыслима без всестороннего изучения развития всех условий среды как абиотических, так и биотических. Мы уже отметили, что сам Дарвин не имел возможности широко развить мысль о зависимости вымирания от изменений в неорганической среде (хотя он отнюдь не оставил этого вопроса без внимания) просто потому, что в его время наука была очень бедна фактическими данными такого рода.

Дарвинистская теория эволюции признает исключительно важное значение биотических факторов в вымирании органических видов. Однако она никогда не умаляла значения абиотических факторов, которые в отдельных случаях могут играть решающую роль. Ведь межвидовые отношения, которые могут вести к исчезновению одних видов при выживании и даже экспансии других, складываются на фоне физических и химических условий среды, от которых, несомненно, зависит действие биотических факторов.

Это, на наш взгляд, хорошо иллюстрируется примерами, которые А. Дж. Фишер (1960) рассматривает в своей статье о широтных колебаниях в разнообразии органических форм. Автор исходит из того факта, что разнообразие в составе населения как суши, так и мелководного моря сильнее всего выражено в тропической зоне, где климаты характеризуются относительно высокими и постоянными температурами, и убывает в более высоких широтах. Это, как известно, подтверждается географическим распространением многих насекомых, в частности муравьев, а также амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих на суше, затем моллюсков, кораллов, туникат, амфипод, нудибранхий, пелагических каланид и других групп в прибрежной зоне океанов. Некоторые группы морских животных, впрочем, не подчиняются этой закономерности, особенно формы, живущие на мягких грунтах, или эндобионтные, как брюхоногие семейства Naticidae, и некоторые водоросли. Но такие явления — скорее исключения.

Упомянутая закономерность зависит от значительного разнообразия местообитаний на суше и в море именно тропических областей. Фишер не без основания считает, что экстерминация особей в более высоких широтах в большей мере зависит от неизбирательного действия неорганических сил, чем под тропиками, где совокупность абиотических факторов среды в общем более благоприятна для большинства организмов и где действует поэтому высоко селективная, избирательная борьба за существование между организмами. На самом деле, в природе существуют разные степени избирательности, селективности гибели особей — от гибели населения, совершенно не зависящей от приспособленности и жизне-

способности особей, их собственных качеств, причем избирательность равна нулю, до гибели вполне избирательной, где элиминируются менее приспособленные к данным условиям, а выживают более приспособленные и более жизнеспособные. Под тропиками, по Фишеру, преобладает отбор через конкуренцию между особями разных видов, а в высоких широтах, где в биотах нет большого разнообразия, отбор в большей мере зависит от конкуренции внутри одного и того же вида. Под тропиками среда менее подвержена суточным и сезонным колебаниям, чем в высоких широтах, где эти колебания вызывают избирательную элиминацию внутри вида, независимо от отношений этого вида к другим видам данного биоценоза. Тропические условия допускают более широкую амплитуду физиологических и структурных изменений, чем условия высоких широт.

Признавая, что факторы вымирания и выживания органических форм действуют не одинаково в различных широтных поясах Земли, мы, однако, отнюдь не склонны думать, будто существуют пояса нашей планеты, где биотические факторы лишены ведущего значения.

Итак, и плотность популяций, и формы борьбы за существование, и степени остроты конкуренции между популяциями, и самый ход вымирания популяций более или менее зависят от общей географической обстановки.

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ВЫМИРАНИЕ ФОРМ РЕГИОНАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Мы уже отметили, что климатические изменения, несомненно, способные вызвать более или менее быстрые реакции со стороны органического мира, не приводили к угасанию органических форм и их групп в масштабе всей нашей планеты. Их действие было всегда в значительной мере ограниченным. Об этом свидетельствует историческое развитие не только морских организмов, но и населения суши.

Плиоценовая история форм Черноморского района дает нам одну из очень убедительных и ярких картин такой ограниченности влияния климата на состав флор. В позднепонтическое время, как показали исследования И. Рамишвили (устное сообщение), Западная Грузия отличалась теплым и влажным субтропическим климатом; богатый комплекс субтропических форм, населявших тогда названную территорию, не оставляет в этом никаких сомнений. Но Западная Грузия была уже тогда отделена от Северного Кавказа высоким Кавказским хребтом, и более северные участки причерномор-

ской суши отличались по климату от Западного Закавказья весьма существенно. На юге Украины, в Крыму, на территории нынешнего Таманского п-ова и прилегающих к нему участках Предкавказья господствовал тогда гораздо более умеренный климат, с несравненно более низкой влажностью. Имеются указания на то, что климат, например, Одесской области был довольно суровым (Андрусов, 1917). А. П. Павлов (1925) допускал даже возможность понтического оледенения, а В. П. Колесников (1940б) писал, что возможность оледенения в начале понта вполне вероятна. Таким образом, резкое различие в климатических условиях южного и северного Черноморья в понтический век не подлежит сомнению, хотя мы не имеем пока более точных данных по этому вопросу. Совершенно ясно, что от такого различия существенно зависело географическое распределение животных и растений на этом относительно небольшом участке. Но эти факты в то же время свидетельствуют о возможности выживания на двух смежных площадях явно несовместимых биоценозов даже тогда, когда на одном из этих участков произошли весьма значительные изменения климата. Такие изменения иногда ведут к перемещению соответствующих биогеографических зон, но если данная площадь не была совершенно изолирована, они никогда не приводили к полному повсеместному вымиранию форм, в прошлом живших на всей территории обоих участков. Теперь эти формы могут оказаться ограниченными в своем распространении второй площадью или распространиться за ее пределы в направлении, противоположном той площади, где произошло указанное изменение климата. В дальнейшем при некотором изменении климата в обратную сторону эти формы могут вновь водвориться на площади, где они в недавнем прошлом вымерли.

Следовательно, климатические изменения едва ли ведут к полному вымиранию относительно широко распространенных видов, если эти изменения не происходят достаточно быстро и притом в одном определенном направлении, например в сторону похолодания, несколькими последовательными этапами.

Значительное и относительно быстрое похолодание или потепление могли вызвать местное вымирание некоторых форм. Однако в отсутствие непреодолимых барьеров популяции таких форм могли перемещаться по направлению к площадям, где климатические условия были более благоприятными для их существования. Поэтому полное вымирание эндемичных видов могло происходить в таких случаях на более или менее изолированных участках, например на островах в пределах полосы, охваченной быстрым похолоданием, связанным с оледенением.

Еще меньшую роль в вымирании форм — даже эндемиков — имели такие более или менее катастрофические явления, как эффузивный вулканизм. Извержения вулканов могли вызвать гибель населения небольших островов (например, Кракатау). Действие

подводных извержений в пределах морей и океанов зачастую распространялось лишь на ограниченные пространства и не приводило к полному уничтожению каких-либо видов морских организмов.

Некоторые исследователи высказывали мнение, что пышное развитие кремневых организмов — диатомей, кремневых губок и других — в водоемах геологического прошлого зависело от приноса кремнезема. Прекращение же действия этого фактора, естественно, должно было вызвать поредение или даже вымирание локальных популяций таких организмов. Этот вопрос в последнее время был подробно рассмотрен Г. С. Дзоценидзе (1965) в его книге о влиянии вулканизма на образование осадков. Дзоценидзе приводит убедительные доводы в пользу того, что бурный расцвет популяций таких видов зависел от поступления в соответствующие водоемы обильных количеств кремнезема вулканического происхождения. Такие процессы вымирания вследствие изменения абиотических условий могли охватывать обширные участки водных пространств, но едва ли вели к полному вымиранию соответствующих таксонов, которые, по всей вероятности, продолжали существовать там же, несмотря на резкое сокращение популяций.

Таким образом, изменение климата и других абиотических условий редко вело к полному вымиранию даже тех форм, которые имели относительно ограниченное, региональное распределение. Подобные явления скорее имели последствием изменения конфигурации ареала органической формы или его сокращение.

СОБЫТИЯ МАССОВОГО ВЫМИРАНИЯ В ПАРАТЕТИСЕ, ЗАВИСЯЩИЕ ОТ РЕЗКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

В течение кайнозоя значительная восточная часть великого Средиземного моря Тетис, получившая название Паратетиса, испытывала резкие и быстрые изменения в зависимости от тектонических движений, совершавшихся в этой полосе. Изменялись конфигурации существовавших там бассейнов, которые то сокращались, то расширялись, а также глубины морей; соленость их вод то понижалась, то повышалась в зависимости от прекращения связи этих бассейнов с полносоленым морем или от ее возобновления. Во многих случаях решающей причиной было изменение гидрологических условий; борьба же и соперничество между организмами, вероятно, не играли при этом заметной роли. Животные вымирали вследствие изменений солености, газового режима и других условий. Наиболее полно изучена история морских фаун Паратетиса в неогене и четвертичном периоде. Падение солености к началу так называе-

мого онкофорового времени вызвало гибель разнообразной богатой морской фауны предыдущего века (раннего миоцена). Затем солоноватоводная фауна огромного онкофорового бассейна, простиравшегося от Швейцарии и Западной Германии до Устюрта и Аральского моря, погибла вследствие повышения солености в сторону нормальной морской. После онкофорового времени широко распространилась разнообразная морская бентонная фауна, жившая при условиях полносоленого или почти полносоленого моря. Этот момент соответствовал, вероятно, ранней части среднего миоцена. Далее, значительная часть Паратетиса обособилась от нормальносоленого моря: образовался бассейн чокракского времени (средний миоцен), где соленость была значительно ниже нормальной морской. С этим событием было связано вымирание многих соленолюбивых форм моллюсков. Однако одновременно развились новые, эндемичные формы бентонных двустворок и брюхоногих. Трудно утверждать, что в море чокракского времени многие типично морские формы вымерли без всякого участия давления со стороны лучше приспособленных к пониженной солености конкурентов — новых эндемичных видов. Этот вопрос требует специального изучения, и мы затрудняемся при нынешнем состоянии знаний высказываться о значении биотического и абиотического факторов в вымирании форм и групп форм бентонных моллюсков к началу чокрака. За чокраком в Черноморско-Каспийской области последовал караган (относимый также к среднему миоцену) — дальнейший этап в развитии обширного внутреннего моря, осадки которого ныне распространены от Болгарии до Средней Азии. И в данном случае происходило исчезновение очень многих форм, по существу подавляющего большинства моллюсков. В морской фауне сохранились лишь немногие формы двустворок и брюхоногих. Такое вымирание могло быть вызвано преимущественно изменениями гидрологических условий, прежде всего солености. Во второй половине карагана совершались какие-то изменения солености, характер и причины которых пока еще изучены недостаточно. Затем, с наступлением конкского времени (возможно, конец среднего миоцена) замкнутый бассейн вновь пришел в связь с полносоленым морем, и на какой-то геологически непродолжительный промежуток времени установились условия, близкие к нормальным морским. К началу конкского времени исчезли самые характерные и наиболее широко распространенные караганские формы, по-видимому, вследствие повышения солености. К концу конкского времени соленость вновь понизилась, и с этим связано вымирание многочисленных соленолюбивых морских форм. В следующий, сарматский век (поздний миоцен) огромный бассейн оказался вначале заселенным немногими последышами конкских форм. Из них одни вымерли в раннем сармате без потомства, другие же претерпели сложную адаптивную радиацию и эволюцию по разным направлениям. В конце среднего сармата, однако, по-

давляющее большинство форм вымерло и остались лишь очень немногие представители морской фауны, принадлежащие почти исключительно к роду *Mactra*. Такое исчезновение множества форм моллюсков в этом бассейне к концу среднего сармата едва ли объяснимо межвидовой борьбой за существование. Трудно усомниться в том, что перед поздним сарматом произошло какое-то общее для всего огромного замкнутого морского бассейна изменение гидрологического режима, вероятно главным образом солености. Имеются основания думать, что это было существенное понижение солености (Давиташвили, 1933). Однако здесь мы воздержимся от рассмотрения этого слишком специального вопроса. Вполне возможно, что дальнейшее изменение гидрологических условий в том же направлении вызвало полное вымирание всех последышей позднесарматской моллюсковой фауны. Дальнейшие события в жизни и развитии бентонных моллюсков Черноморско-Каспийской полосы не менее сложны. За сарматом следовал мэотический век, в течение которого в упомянутой полосе существовал водоем, вначале имевший какую-то затрудненную связь с полносоленым морем; воды мэотического бассейна имели низкую соленость, и в нем жили почти исключительно карликовые формы моллюсков. Одновременно в более западных частях Паратетиса существовали обширные, но сильно опресненные, почти пресноводные бассейны, которые возникли там уже в более раннее, сарматское, время. Позже, в плиоцене, вследствие длительного и полного прекращения сообщения с полносоленым морем в Черноморско-Каспийской полосе и несколько к западу от нее господствовали более или менее обширные озера-моря, где могли существовать лишь солоноватоводные формы семейств Cardiidae и Dreissenidae и моллюски пресноводного происхождения. После плиоцена в бассейне Черного моря неоднократно совершалось резкое изменение солености, которая, по крайней мере, однажды была близка к нормальной морской, но иногда сильно снижалась. При этих колебаниях солености происходило вымирание комплексов бентонной моллюсковой фауны: при повышении солености быстро исчезали солоноватоводные формы, а при понижении солености — морские. В таких случаях основной причиной вымирания организмов была не межвидовая борьба за существование, а достаточно быстрое, резкое изменение общих гидрологических условий.

СОБЫТИЯ ВЫМИРАНИЯ В ПОЗНЕПАЛЕОЗОЙСКОЙ ИСТОРИИ ВОСТОЧНО-РУССКОЙ ВПАДИНЫ

Весьма поучительна также история фауны моря, существовавшего в Восточно-Русской впадине в позднепермскую эпоху. Здесь на протяжении казанского века происходил в связи с изменениями солености и других условий бассейна процесс вымирания некоторых важнейших групп, главным образом плеченогих и, прежде всего, по-видимому, спириферов (Ноинский, 1913, 1932).

В одной из наших предыдущих работ (1948, стр. 485) мы сослались на только что приведенные данные М. Э. Ноинского как на иллюстрацию вымирания морских фаун, зависящего от поступательного изменения гидрологических условий, в частности солености вод, на определенном участке, что, конечно, было связано с некоторым обособлением рассматриваемого участка. По этому поводу Е. А. Иванова (1958, стр. 247) заметила, что здесь речь идет лишь о Самарской Луке, т. е. о «пространстве, весьма ограниченном по сравнению с общим распространением пермской фауны». Однако, по нашему мнению, и такой пример в достаточной мере показывает, что в те отдаленные времена имели место случаи вымирания, зависевшие от изменения солености, ее большего или меньшего отклонения от нормальной морской. Возражая нам, Иванова отмечает, что в действительности, как показали исследования Н. Н. Форша, результаты которых были опубликованы в 1951 г., «такая смена периодов «вымирания» и «расцвета» повторялась в пермский период несколько раз» (там же, стр. 248). Но ведь устанавливаемые исследователями факты многократного исчезновения донной фауны в разные моменты пермского периода в Волго-Уральской области нисколько не опорочивают значения любых из таких примеров местного или регионального вымирания, хотя в процессе изучения истории органического мира этого времени происходило и впредь будет происходить уточнение хода развития жизни в пермских морях нашей страны и всего мира. Результатами, достигнутыми Форшем, такой процесс познания не заканчивается, хотя этот исследователь сообщает свои выводы, имеющие существенное значение для освещения проблемы вымирания.

Форш (1951) отмечает, что в раннеказанское время район Самарской Луки был, по-видимому, областью мелководья, и приток нормальных морских вод был затруднен. Создались условия несколько повышенной солености, что отразилось на составе фауны. В разрезе верхнеказанских отложений Среднего Поволжья наблюдаются, по Форшу, три основных цикла чередования слоев. «Перед началом образования цикла, — пишет он (там же, стр. 54), — наблюдается осушение бассейна и появляются признаки

эрозионного размыва ранее отложенных слоев, после чего происходит заполнение неровностей рельефа аллювиальными и лагунными осадками, и, наконец, в район проникают морские воды. Но солевой режим этого моря значительно уклоняется от нормального морского, так как связь с открытым морем сильно затруднена». Позже связь с морем, по-видимому, почти прерывается, а размеры бассейна сокращаются. Затем бассейн, по словам Форша, полностью уходит из рассматриваемой области, а далее начинается новый цикл. В моменты трансгрессии появляется морская фауна. Автор отмечает существенные изменения состава фаунистических комплексов в зависимости от изменений солености. Так, в одном случае, по его словам (там же, стр. 55), «резко обедненный комплекс фауны, в составе которой отсутствуют замковые брахиоподы, указывает на значительное отклонение от нормальной солености, по-видимому, в сторону ее повышения. Фауна этого горизонта близка по своему типу к фауне лагунной полосы нижнеказанского бассейна, в которой... в отдельные моменты развивались почти исключительно пелециподово-гастроподовые сообщества. В этих лагунах в небольшом масштабе возник прообраз будущего пелециподового моря, охватившего огромные пространства».

Автор отмечает несколько основных типов фауны казанских отложений, причем эти типы были свойственны разным участкам бассейна в различные моменты его существования.

Так, один комплекс фауны характерен для центральной части моря в моменты максимума трансгрессии; отмечается расцвет «наиболее стеногалинных элементов фауны» при наибольшем видовом разнообразии плеченогих и мшанок и наличии одиночных кораллов. Особенно выделяются крупные раковины *Spirifer* ex gr. *rugulatus*, встречаются представители группы *Productus hemisphaerium*. Фауна указывает на соленость, очень близкую к нормальной. Другой комплекс фауны отличается обеднением видового состава плеченогих и мшанок, исчезновением кораллов, мелкорослостью плеченогих и возрастанием роли моллюсков. Такой комплекс, по-видимому, связан с некоторым уклонением от нормальной солености (в сторону повышения, а возможно, и в сторону понижения). Третий комплекс содержит лишь немногие эвригалинные формы плеченогих и богатую фауну пелеципод и гастропод. В четвертом комплексе замковых плеченогих уже нет, пелециподы и брюхоногие представлены многочисленными видами, но все же не так разнообразно, как в предыдущем комплексе. Пятый комплекс характеризуется массовым развитием лишь двух-трех видов пластинчатожаберных, по-видимому, наиболее эвригалинных (*Schizodus*, *Bakewellia*). Он указывает на весьма значительное отклонение от нормальной морской солености в сторону опреснения и осолонения. Такая фауна появляется в раннеказанских лагунах и позднеказанском море лишь в отдельные ста-

дии ее развития. Наконец, шестой комплекс, содержащий антракозиид и остракод рода *Darwinula*, отлагался, по-видимому, в сильно опресненных лагунах или даже в пресных водах.

Таким образом, на обширном пространстве в области Среднего Поволжья изменения гидрологических условий казанского моря и, прежде всего, солености его вод вызывали вымирание многих групп морских организмов, в то же время оказывая направляющее влияние на филогенетическое развитие других. Быстрое исчезновение многих групп морских животных, приспособленных к жизни в воде нормальной солености, говорит в пользу того, что вымирание этих форм вызывалось преимущественно резким изменением солености, хотя в окончательном вытеснении стеногалинных обитателей моря, оказавшихся в явно неблагоприятной обстановке, могли, конечно, принимать деятельное участие их конкуренты, не пострадавшие или мало пострадавшие от этой перемены в морской среде.

СОБЫТИЯ ВЫМИРАНИЯ В ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ БАССЕЙНАХ ЮЖНОЙ АМЕРИКИ

Верхний палеозой Бразилии дает интересные примеры развития и вымирания морских фаун в связи с отклонением солености бассейна от нормальной морской.

К. Бойрлен (1957) дал обзор истории этих фаун, из которого мы позаимствуем некоторые данные, иллюстрирующие формирование и угасание эндемичных групп в зависимости от изменения солености, которое, по Бойрлену, шло в сторону опреснения. Серия Табурао, представленная в штатах Сан-Паулу, Парана, Рио Гранде до Суль, Санта Катарина, соответствует пенсильванскому отделу карбона. Эта серия содержит формы типично морских видов, но число этих форм здесь ограничено. Совершенно отсутствуют кораллы, мшанки, головоногие и иглокожие; плеченогие и брюхоногие редки; преобладают немногие роды пластинчатожаберных моллюсков, особенно Aviculopectinidae, которые в это время испытывали здесь пышный расцвет. Бойрлен находит, что бассейн, в котором жили эти формы, представлял собой полную аналогию сарматскому бассейну Паратетиса; соленость была определенно ниже нормальной, а фауна — обедненной морской, или «бракигалинной». Впрочем, бассейн этот, по Бойрлену, был соединен с океаном. Затем вследствие дальнейшего понижения солености большинство форм морского происхождения вымирает, и во время накопления осадков серии Корумбатай, которая соответствует перми, фауна имеет совершенно иной характер. Эта

фауна состоит из форм немногих эндемичных родов. Бойрлен называет ее пинцонелловой по наиболее обильно представленному здесь роду *Pinzonella*, который принадлежит особому семейству Pinzonellidae. Пинцонеллиды и другие характерные обитатели этого бассейна произошли от эвригалинного семейства Schizodontidae. В течение времени образования серии Корумбатай пинцонелловая фауна развивалась непрерывно. Немногие из родов, особенно пинцонеллы, развивались пышно. Однако к концу этого времени почти вся пинцонелловая фауна, по словам Бойрлена, вымирает внезапно и одновременно. Эта фауна, по мнению автора, типично солоноватоводная. Он находит, что она представляет поразительную аналогию с солоноватоводной конгериевой фауной неогена Венского бассейна: подобно этой последней, она состоит из ограниченного числа автохтонных, т. е. эндемичных, типов, происшедших от морских родов. Ее вымирание Бойрлен объясняет дальнейшим понижением солености, приведшим к полному опреснению бассейна. Непосредственно выше слоев этой серии залегает серия Рио до Расто с несомненно пресноводной фауной.

Таким образом, в позднем палеозое (пенсильвании-перми) на территории Бразилии существовали, по-видимому, более или менее изолированные обширные бассейны, во многом аналогичные нашему неогеновому Паратетису. В этих бассейнах быстрое вымирание фаун зависело, прежде всего, от изменения абиотических условий, преимущественно от значительных изменений солености.

ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ И ВЫВОДЫ

Признавая ведущее значение противоречий внутри биоса в вымирании органических форм более или менее широкого распространения, мы отнюдь не склонны умалять роль физико-географической обстановки в таких событиях. Биотический фактор вымирания теснейшим образом связан с абиотическими условиями существования. В частности, взаимоотношения между формами, составляющими те или иные биоценозы, зависят от широтных зон, в которых обитают эти организмы.

Изменения климата вызывают вымирание видов лишь в исключительных случаях. Например, внезапное похолодание может быть причиной вымирания лишь видов, обитающих на ограниченных, относительно небольших участках, чаще всего на островах в относительно высоких широтах. Там, где ареал обитания не изолирован какими-либо непреодолимыми или трудно преодолимыми преградами, барьерами, похолодание скорее вызовет сокращение ареала или даже некоторое изменение его конфигурации, с расширением в сторону, противоположную той, откуда идет похолодание, а не полное вымирание вида.

Климатические изменения на материках едва ли могли быть непосредственной причиной вымирания видов.

Вулканические извержения могут погубить лишь виды с очень узко ограниченным распространением, преимущественно, островных эндемиков. Не столь редкие в геологической истории морей подводные извержения едва ли имели непосредственным следствием вымирание видов организмов.

Тектонические движения иногда вели к обособлению более или менее обширных морских бассейнов, и тогда там могли происходить события вымирания обитавших в этих бассейнах фаун; особенно хорошо известны случаи возникновения, а затем гибели таких фаун в неогеновой истории Паратетиса, причем непосредственной причиной исчезновения видов и более крупных эндемичных таксонов чаще всего бывало изменение солености вод. Если в такие впадины после вымирания эндемичных фаун проникали морские животные, то массовое и, по-видимому, быстрое их вымирание нередко вызывалось последующим понижением солености вод. Не редки случаи понижения солености солоноватоводных бассейнов до полного или почти полного опреснения, и тогда вымирали даже солоноватоводные организмы, если они не могли жить в пресной воде. Геологическая история знает целый ряд таких случаев, причем вымирание, вызываемое изменением гидрологических условий, иногда совершалось в очень обширных почти замкнутых или полностью замкнутых бассейнах с солоноватой или переосолоненной водой. Некоторые древние солоноватоводные бассейны размерами значительно превышали Черное и Каспийское моря, вместе взятые.

Тем не менее формы, жившие в этих бассейнах, были строго эндемичными, и вымирание их было явлением не более чем регионального порядка.

Таким образом, вымирание видов, непосредственно вызываемое изменением абиотических условий среды, всегда охватывало лишь относительно ограниченные участки суши или моря.

РАЗДЕЛ ДЕСЯТЫЙ

ЗНАЧЕНИЕ БИОТИЧЕСКОГО ФАКТОРА В ВЫМИРАНИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Все изложенное в предыдущих разделах книги, надеемся, показывает, что основным фактором вымирания более или менее широко распространенных групп форм, занимающих ареал, не изолированный какими-нибудь преградами, практически непреодолимыми, являются взаимоотношения внутри биоса.

Мы знаем, что не все экологические области были сразу заняты биосом одной и той же плотности. В истории биосферы не все жизненные области были всегда одинаково густо заселены. В своих предыдущих работах мы попытались описать общий ход экогенеза различных экологических областей, различных типов местообитаний — морских, пресноводных и наземных (1943, 1947а, б. 1948). Однако в каждую эпоху существовали основные зоны жизни, плотно населенные организмами, где и разворачивалась в данный геологический момент суровая борьба за существование. Этот процесс вел к формированию популяций одних видов и к вытеснению других с жизненной арены.

Устанавливать закономерности и особенно причины вымирания тех или иных органических форм или их групп — дело далеко не легкое. В таких исследованиях не применим экспериментальный метод. И все-таки данные биологии, палеобиологии и геологии при достаточно серьезном их анализе могут вести к решению вопроса об основных причинах вымирания тех или иных групп.

Мы проанализировали всевозможные гипотезы «ударных» факторов вымирания и убедились в их принципиальной несостоятельности. Тем самым мы в значительной мере приблизились к общему решению проблемы причин вымирания: отпали абиотические факторы; следовательно, основную причину вымирания таксонов надо искать в биотических условиях среды.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫМИРАНИЯ

Негативный подход к выяснению причин вымирания организмов имеет, таким образом, немалое значение, но все-таки это только подготовка к изучению факторов вымирания.

Следующий важный шаг заключается в оценке общего хода исторического развития органического мира. В этом великом движении ярко выступает эволюционный прогресс. Геологами и палеобиологами давно установлен примечательный факт общего повышения организации в эволюции, например, наземных растений и позвоночных животных. Голосеменные растения появляются и

получают широкое распространение после споровых, покрытосеменные — после голосеменных. Различные первичноводные позвоночные известны в древнем палеозое, амфибии — только с девона, пресмыкающиеся — с карбона, а млекопитающие и птицы появляются в геологической летописи еще позже. Аналогичные факты отмечаются также в истории многих беспозвоночных, например, членистоногих, головоногих моллюсков, иглокожих. Все такие данные наводят эволюциониста на мысль, что смена последовательных этапов развития каждого из основных стволов органического мира была как-то связана с вытеснением более высокоорганизованными членами данного ствола менее высокоорганизованных представителей последнего. Такая мысль подтверждается тем, что нельзя допустить возможность избирательной элиминации соответствующих таксонов вследствие действия какой-либо силы, внешней по отношению к живой природе. Вероятность такого понимания смены крупных таксонов усиливается данными геохронологического распространения этих крупных групп организмов. Появление и широкое распространение опасных конкурентов и врагов данного таксона должны были вести к его оттеснению с большой, основной части жизненного пространства и в конечном счете к его полному или почти полному вымиранию. Отдельные последыши могли уцелеть лишь на ограниченной площади рефугиальных участков, если их специальные приспособления, чуждые подавляющему большинству вымирающей группы, освобождали их от конкуренции со стороны вновь появившихся более высоко организованных претендентов на жизненное пространство. По этой причине могли выживать некоторые формы, перешедшие к ультраабиссальной жизни в океанах, круглоротые бесчелюстные рыбообразные, перешедшие к своеобразному паразитическому образу жизни, и разные иные реликты, обитатели обособленных, изолированных массивов суши и островов.

Вопреки довольно широко распространенному мнению, общий подъем уровня организации в процессе эволюции всегда связан с утратой некоторых экологических возможностей (при сильном расширении других экологических возможностей). В своих прежних работах (например, 1948, стр. 484) мы отмечали, что одна крупная группа рептилий достигала расцвета своего развития в «век млекопитающих», т. е. в кайнозое. Мы имеем в виду змей. Хотя они имеют серьезных врагов среди млекопитающих, это не помешало быстрой эволюции змей именно после знаменитого «века рептилий», т. е. мезозоя. Мы ставили этот факт в зависимость от того, что несмотря на эффективную адаптивную радиацию млекопитающих ни одно из направлений экогенеза этих животных не аналогично по приспособлениям змеям. Между тем среди рептилий было несколько линий форм, развивавшихся в сторону змееобразного, лишенного или почти лишенного конечностей тела. Подоб-

ная общая форма тела могла возникать и у земноводных, и у первичноводных позвоночных. Но ни одна группа млекопитающих не привела к такой общей форме тела, с которой, без сомнения, связана приспособленность к определенному образу жизни. Эволюционная история змей служит тем самым одним из многочисленных указаний на роль млекопитающих в вытеснении рептилий мезозойских типов. Таким образом, дарвиновская постановка проблемы причин вымирания таксонов получает не только прямые, но и косвенные подтверждения со стороны истории органического мира. В данном случае выжили и испытывали расцвет в «век млекопитающих» именно те рептилии, с которыми звери не могли конкурировать. Взаимозависимость между млекопитающими и змеями в процессе эволюции, конечно, существовала, формы обоих этих таксонов, безусловно, сталкивались на жизненной арене, но прямая конкуренция между ними могла иметь лишь ограниченное значение. В предыдущих разделах книги мы попытались показать, что совершенствование некоторых рыб и рыбообразных первичноводных позвоночных было сопряжено с исчезновением ранее господствовавших типов этих групп, что вымирание многих амфибий было связано с восходящим развитием пресмыкающихся, а вымирание многих ветвей рептилий зависело от возникновения и распространения млекопитающих и птиц. Вопрос о роли млекопитающих в вытеснении многих таксонов рептилий мезозойских типов заслуживает особого рассмотрения, и ему посвящена книга Л. К. Габуния, где анализируются также причины вымирания различных «архаических» групп млекопитающих.

Может, однако, возникнуть вопрос: если развитие млекопитающих (и птиц) было столь важным фактором вымирания мезозойских рептилий, то почему же вымирание этих последних не совершилось раньше? Ведь различные группы низших млекопитающих существовали в очень древние времена, да и плацентарные появились, конечно не в самом конце мела. С точки зрения дарвинистской концепции вымирания, на этот вопрос ответить нетрудно. Для того чтобы группа древних форм была вытеснена группой более совершенно организованных животных, отнюдь не достаточно одного лишь появления новой группы; надо, чтобы эта последняя получила широкое распространение и, что очень важно, испытала бы некоторую адаптивную радиацию, дав формы, приспособленные к различным условиям существования. Пока плацентарные млекопитающие были, как думают многие, маленькими зверьками, жившими в лесах, они никакой опасности для пресмыкающихся, живших в иных местообитаниях, не представляли. Между двумя экологически разобщенными формами не может быть непосредственного взаимодействия, одна из них не может прямо влиять на распространение и численность другой. Дельфин был бы грозным конкурентом ихтиозавра, но обезьяна, слон и даже тигр едва ли

могли быть опасными конкурентами или врагами мезозойских морских рептилий.

Пока будущие «победители» — млекопитающие — представляли собою маленькую группу сравнительно немногих форм, они, согласно учению Дарвина, не могли вытеснить мезозойских рептилий. Но по мере увеличения этой группы расширялся круг вариаций ее представителей и возрастали ее адаптационные возможности.

Следовательно, после того как меловые млекопитающие приобрели решающие преимущества перед господствовавшими рептилиями, для использования этих преимуществ требовался еще более или менее продолжительный период, в течение которого млекопитающие становились более или менее крупной группой разнообразных форм, приспособленных к различным местообитаниям.

Кроме того, вытеснение организмов, уже занимающих известное местообитание, иммигрантами, в общем лучше вооруженными для борьбы за жизнь, происходит отнюдь не мгновенно, требует более или менее значительного времени. Подобное вытеснение может происходить довольно медленно. М. И. Голенкин (1927, стр. 60), нам кажется, прав, говоря, что «завоевание чужой территории представляет для растений огромные затруднения вследствие сопротивлений, оказываемых им хозяевами». По нашему мнению, это относится и к животным. Если данная стация обильно заселена представителями какой-либо формы, то популяциям какой-либо другой формы, хотя бы и несколько лучше приспособленной к данным условиям, требуется некоторое время для овладения новым пространством.

Вытеснение относительно низко организованных животных более высоко организованными отмечается и в истории беспозвоночных.

Вымирание многих плеченогих иногда связывают с прогрессом и радиацией пластинчатожаберных моллюсков, и в этом допущении есть, вероятно, немалая доля истины. Очень низко организованные трилобиты также, по-видимому, сильно пострадали от появления в морях силура некоторых опасных для них врагов и конкурентов. Возможно, что вымирание граптолитов к концу силура было связано с эволюционным развитием животных, которые могли питаться этими морскими организмами.

Далее, вполне вероятно, что вымирание гигантострак (ракоскорпионов) было связано с развитием в девоне сравнительно быстро двигающихся типов рыб. Палеонтологическая история этих групп согласуется с таким допущением (Ромер, 1945, стр. 34).

В четвертом разделе этой книги приведены соображения о вымирании также других таксонов беспозвоночных, а в пятом — различных групп позвоночных, зависевшем от возникновения разных врагов и конкурентов.

Вопросу о зависимости вымирания таксонов растений от появления и распространения более высоко организованных форм, например покрытосеменных, посвящен шестой раздел нашей книги.

В небольшой, но интересной статье Г. Н. Ридли (1938) рассматривает вопрос о причинах вымирания Cycadeoidea в меловом периоде. Он не соглашается с теми, кто объясняет этот процесс изменением климата, так как подобная причина могла бы действовать лишь на сравнительно небольшой площади, а не на всей поверхности суши земного шара. Вредные газы, выбрасываемые вулканами, не могут существенно поражать растительность: склоны вулканов, например на Яве и Суматре, имеют богатый и старый растительный покров. Некоторые ботаники думают, что хвойные больше страдают от внезапных повреждений, а также от грибных заболеваний и вредных насекомоядных, чем двудольные деревья. Ридли считает это мнение неверным. Он предполагает, что быстро растущие широколистные деревья, как магнолия, хлебное дерево, дуб, платан, креднерия, тополь и лавр, с густой листвой, быстрым и обильным развитием семян, вытесняли медленно растущие саговики и голосеменные с их узкими листьями, препятствуя получению ими достаточного количества света и воды. Кроме того, тесно растущие деревья и их густая листва мешали переносу пыльцы саговиков и эффективному опылению. Автор полагает, что причиной вымирания мезозойских саговиков и голосеменных было развитие лесов широколиственных деревьев.

Нам кажется, что основная мысль Ридли заслуживает серьезной разработки на конкретном палеонтологическом и биостратиграфическом материале. Однако этот автор, по нашему мнению, склонен суживать значение борьбы за существование. Он сосредоточивает свое внимание на некоторых чертах высокой организации покрытосеменных, оставляя в стороне другие признаки их превосходства над саговиками, например более совершенное строение проводящих тканей, покрытосеменность, процессы оплодотворения. По Ридли, лиственные деревья своей величиной и размерами своей кроны создавали чисто механическое препятствие — преграду к получению саговиками света и воды и перенесению ветром их пыльцы. Это одностороннее понимание отбора нельзя считать правильным, так как происходящая в природе борьба за существование гораздо сложнее, чем она представляется Ридли.

Возможно, что покрытосеменные превосходят саговики и в отношении способности противостоять различным болезнетворным агентам, а также по приспособляемости к различным условиям живой и неживой среды. Тем не менее идея Ридли представляет заметный шаг вперед в направлении дарвинистской постановки проблемы вымирания растений.

Таким образом, великое множество факторов палеобиологической истории органического мира недвусмысленно подтвержда-

ет положение о решающем значении биотического фактора в вымирании более или менее широко распространенных, т. е. не эндемичных, таксонов. Однако имеются факты, которые дают другие доказательства исключительно важного значения этого фактора.

«ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СТУПЕНИ» И ПРОБЛЕМА ПРИЧИН ВЫМИРАНИЯ ТАКСОНОВ

Некоторые новые достижения систематики органического мира, особенно систематики ископаемых форм, имеют большое значение для изучения проблемы причин вымирания таксонов.

Мы имеем в виду исследования, которые доказали необходимость пересмотра взглядов на состав многих крупных таксономических групп. Выяснилась искусственность многих таксонов, еще недавно казавшихся специалистам отвечающими требованиям, которым должна удовлетворять филогенетическая классификация. Некоторые ученые, не желая расставаться с названиями, которые до последнего времени были общепринятыми, настаивают на целесообразности сохранения этих терминов, но в то же время откровенно признают, что теперь группы, обозначаемые этими названиями, должны быть признаны сборными, гетерогенными. Этого вопроса нам пришлось касаться в предыдущих главах.

Мы давно уже привыкли к тому, что динозавры — искусственное объединение двух отрядов, происшедших совершенно самостоятельно от разных предковых групп, но только недавно была осознана необходимость расчленения различных таксонов лучеперых рыб на единицы, между которыми нет непосредственных связей. Этот вопрос был рассмотрен нами в пятом разделе. Выяснился сборный характер не только мезозойских, в частности триасовых, групп, но и костистых, которые под латинским названием Teleostei до самого недавнего времени фигурировали, да и теперь указываются, во всех руководствах по зоологии. В настоящее время большинством ученых считается весьма маловероятным общее происхождение всех тех рыб, которые еще совсем недавно относились к Teleostei. Таким образом, специалисты теперь склонны считать крупные таксоны прежней систематики лучеперых рыб (надотряды, отряды) только «уровнями» или «ступенями» организации. Знаменательно, что определенный «уровень» организации связан с известным усовершенствованием строения и характеризует определенный отрезок геологического времени.

Триасовые Subholostei, для которых был создан самостоятельный отряд, представляют собой, по-видимому, лишь эволюционный «уровень», характеризующийся, как мы уже видели, некоторыми

прогрессивными чертами, поставившими этих рыб в более благоприятное положение по сравнению с их непосредственными предками. Holostei, еще недавно принимавшиеся за надотряд (или отряд), представляют собой дальнейшую «ступень», которой присущи некоторые преимущества по сравнению с Subholostei. Эта стадия эволюции, как мы видели, была достигнута разными линиями более древних лучеперых. Голостеи — преимущественно юрские рыбы, продолжавшие существовать и в течение некоторой части мела. Следующий этап был представлен костистыми рыбами, или Teleostei, которые носят черты дальнейшего совершенствования организации. Впрочем, некоторые исследователи принимают еще одну «ступень», переходную от Holostei к Teleostei, а именно Halecostomi. Костистые тоже, по-видимому, происходят от нескольких линий и представляют собой сборную группу — особый, в общем высший «уровень» филогенетического развития лучеперых. В данном случае, очевидно, четко выражена прогрессивная эволюция этих животных.

Классы амфибий, рептилий и млекопитающих тоже, по-видимому, являются сборными, т. е. не классами генеалогической (по выражению Дарвина) систематики, а лишь «ступенями» эволюции. Комплекс черт, свойственных млекопитающим, ставил их в преимущественное положение по отношению ко многим группам рептилий, и это касается всех тех таксонов, которые в процессе эволюции достигали «уровня» млекопитающих. Реализация целого комплекса черт, давших зверям решающее преимущество перед многими рептилиями, несколькими филогенетическими линиями, свидетельствует о решающем биологическом значении этого комплекса, о том, что он обеспечил победу зверей над более низко организованными наземными позвоночными. В предыдущих разделах были приведены конкретные примеры эволюционных «уровней», или «ступеней», и мы не будем возвращаться к этим примерам.

Отметим, что «уровни» организации не всегда с одинаковой ясностью указывают на общее повышение организации. Во многих случаях мы может сказать с уверенностью лишь о последовательном развитии преимуществ, которые, возможно, и не свидетельствуют об ароморфозе. Это касается, например, таких организмов, как граптолиты, в эволюции которых, очевидно, происходило одинаково направленное развитие некоторых морфологических структур, хотя выяснение биологического значения таких изменений представляет значительные трудности. В филогенетическом развитии сосудистых растений тоже устанавливаются определенные «эволюционные ступени». Размножение семенами возникло совершенно самостоятельно в различных таксонах споровых растений. Покрытосеменность появлялась тоже в различных линиях, и Angiosperma едва ли могут считаться таксоном генеалогической систематики. Преимущества в определенных обстанов-

ках семенного размножения перед споровым, а также выгоды покрытосеменности отмечались многими исследователями. Эти «ступени» эволюции создавали определенные преимущества соответствующих таксонов перед другими растениями.

Достижение в эволюции животных и растений новых «ступеней» или «уровней» означает приобретение существенных выгод перед организмами, оставшимися на прежнем уровне, и, следовательно, вытеснение этих последних более совершенными формами.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ВЫМИРАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПОД ДАВЛЕНИЕМ БИОТИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Вымирание органических форм изучается историей жизни на Земле. Это, несомненно, прежде всего, палеобиологическая проблема. Но процесс вымирания, вытеснения популяций живых существ другими популяциями, изменения в составе биоценозов невозможно изучать без наблюдения и эксперимента над ныне живущими организмами.

Мы уже говорили, что межвидовая борьба за существование происходит на Земле с древнейших геологических времен. Она издавна велась там, где существовала наибольшая в данный геологический момент плотность населения, а также (быть может в несколько более слабой форме) и за пределами таких относительно густо населенных полос.

В биологической науке заметное место занимают исследования по изучению территориальности многих животных. Однако эти работы касаются почти исключительно защиты территории, гнездовых участков против особей своего же вида. Часто высказывалось мнение, что защита гнездового участка может служить средством, предупреждающим возникновение «противоестественных» пар из самцов и самок, принадлежащих к разным видам. Эта идея, по-видимому, столь же ошибочна, как и объяснение брачного наряда и поведения перед совокуплением необходимостью помешать попыткам спаривания между самцами (Давиташвили, 1961).

Г. Орианс и М. Уилсон (1964) думают, что защита территории против особей других видов связана, прежде всего, с необходимостью обеспечить взрослых, но особенно молодь, достаточным количеством пищи. В природе, действительно, существует острая межвидовая конкуренция. Об этом свидетельствуют, в частности, такие факты, как защита птицами гнездовой территории от других видов, обычно видов, близких к данному. Эта борьба может вести к вытеснению популяций одного вида популяциями другого, к вымиранию некоторых популяций на данном участке.

Иногда мы говорим, что популяция одного вида вытесняет популяцию другого из данной экологической ниши. При этом мы иной раз проявляем склонность думать, что экологическая ниша есть некая емкость, в которой находится данный вид, но в той же нише может помещаться и какой-то другой вид. Рассуждая так, мы допускаем, что два различных вида могут быть экологически абсолютно равноценными. Иногда ниша мыслится как какой-то ящик шкафа, куда можно поместить разные предметы, лишь бы не слишком большие. В действительности, дело обстоит, конечно, не так. Строго говоря, нельзя найти два вида, которые были бы в совершенно равной степени приспособлены точно к одной и той же нише. Всегда оказывается, что виды, живущие в одной и той же местности, приспособленные к одной и той же нише, к одним и тем же климатическим условиям, все же различаются между собой, пусть хоть немного, по своим потребностям. И для того чтобы присутствие одного вида способствовало или мешало преуспеянию популяций другого, вовсе не требуется тождества их экологических ниш. Для этого достаточно, чтобы они хотя бы иногда и частично встречались в естественных условиях.

В пятом разделе мы говорили о том, что вымирание крупных наземных позвоночных может зависеть от наличия мелких зверьков, особенно если эти последние в некоторые годы очень сильно размножаются и истребляют пищу фитофагических форм (например, динозавров) или нападают на кладки яиц и молодь менее высоко организованных животных.

Когда мы говорим, что появление более сильных конкурентов и врагов создавало грозную опасность для относительно низко организованных обитателей данной области, мы имеем в виду, прежде всего, прямую конкуренцию и хищничество со стороны новых пришельцев, но не только это. Если данную область колонизируют более высоко организованные фитофагические формы, с более совершенной нервной системой, более выносливые по отношению к климатическим невзгодам, более подвижные и т. д., то за ними должны последовать хищники, на них успешно нападающие. Эти хищники гораздо легче справятся с низкоорганизованными аборигенами, популяции которых они быстро уничтожат.

Надо, далее, принять во внимание неуклонное повышение эффективности разрушительной работы бактерий и других низших болезнетворных организмов. В предыдущих главах мы неоднократно отмечали это явление, вполне понятное с эволюционной точки зрения. Но если так, то с распространением млекопитающих и птиц в меловом периоде относительно примитивные пресмыкающиеся, особенно динозавры, были, вероятно, менее устойчивы против инфекционных болезней, чем млекопитающие и птицы.

В поисках причин вымирания динозавров и некоторых других групп животных, долго занимавших в фауне доминантное поло-

жение, надо иметь в виду, что при господствующем положении и несколько ослабленной борьбе за существование против врагов и конкурентов процесс восходящей эволюции, ароморфоз, замедляется. Вследствие этого животные оказываются особенно уязвимыми, даже беззащитными, когда они вступают в соприкосновение с новыми и притом очень опасными соперниками.

При рассмотрении проблемы вымирания организмов снова и снова вспоминаются слова Дарвина: «Если бы при почти одинаковых климатических условиях эоценовым обитателям земного шара пришлось конкурировать с нынешними, первые были бы побиты и истреблены вторыми, подобно тому как вторичные (мезозойские) эоценовыми и палеозойские — вторичными» (1939, стр. 555).

Следует, наконец, отметить, что в естественных условиях вымирание зависит от многих деталей экологической обстановки, которые могут показаться совсем малозначащими. Так, И. Н. Цвелев (1964) высказал интересную мысль о том, что возможности расселения водяного ореха *Trapa* в голоцене умеренной Евразии зависели от исчезновения большинства крупных животных. Эти животные служили разносчиками плодов *Trapa*, что очень важно для расселения растений, обитающих в небольших недолговечных пресноводных водоемах. Без такого фактора расселения виды *Trapa*, по-видимому, обрекаются на быстрое вымирание. Исчезновение же крупных зверей было вызвано деятельностью человека; таким образом, вымирание водяного ореха зависело от «антропического» фактора.

Приведем еще один пример, указывающий на зависимость явлений вымирания от ничтожных по видимости «привходящих» обстоятельств. Энтомологи усердно изучают вредителя продовольственных складов хрущака. Т. Парк (1948) провел эксперименты по указанию межвидовой конкуренции двух видов хрущаков — *Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum*. Эти исследования показали, что один из видов вымирает и его место занимает другой в зависимости от «констелляции» (сочетания) условий. Существенная роль принадлежит, между прочим, присутствию или отсутствию эндопаразитов *Adelina tribolii*. Победа популяции одного вида хрущаков над другим в немалой степени зависит от присутствия этого эндопаразита.

Эти примеры показывают, что палеобиологу, изучающему эволюцию организмов прошлого, попросту недоступны интимные детали условий вымирания органических форм в зависимости от биологического фактора. Это, конечно, не значит, что наука бессильна выяснить основные причины вымирания таксонов. Нельзя однако, сомневаться в том, что для освещения причин вымирания необходимо широко привлекать наряду с палеобиологическим материалом также и данные экологии, физиологии и других биологических дисциплин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение причин вымирания таксонов зависит от определенных методологических принципов, которые, по нашему мнению, заслуживают пристального внимания биологов-эволюционистов. Считаем нелишним затронуть эти методологические вопросы.

Коснемся сначала метода исключения. Применение этого метода ведет к сокращению мыслимых объяснений причин вымирания органических форм.

Методом исключения может быть решен, прежде всего, основной вопрос: вызывалось ли вымирание относительно широко распространенных таксонов чисто абиотическими причинами или оно осуществлялось при непременном участии биотического фактора? Произведенный в этой книге анализ возможных абиотических факторов, надеемся, убеждает беспристрастного читателя в том, что такие факторы — как физические, так и химические — не приводят к полному истреблению популяций широко распространенного вида. Следовательно, приходится заключить, что вымирание таких видов всегда в значительной мере зависит от биотического фактора. Это решение существенно приближает нас к выяснению причин вымирания органических форм и их групп.

В пользу дарвинисткого объяснения факторов вымирания говорит, по нашему мнению, самый «узор» или «рисунок» — то, что по-английски называют pattern — филогенеза соответствующих групп.

В предыдущих разделах показано, что исчезновение крупных групп совершалось не внезапно, не вдруг, а путем последовательного уменьшения числа форм данного таксона. Это иллюстрируется рассмотренными «узорами» вымирания разных групп беспозвоночных (например, трилобитов, плеченогих), позвоночных (например, мезозойских рептилий), а также растений (например, лепидофитов, гинкговых). Такой ход филогенетического развития совместим лишь с дарвинистским толкованием причин вымирания, если мы оставим в стороне чисто идеалистические гипо-

тезы, довольно единодушно отвергаемые не только дарвинистами, но всеми материалистически настроенными учеными, включая сюда и постнеодарвинистов.

Дарвиновское понимание причин и закономерностей вымирания предполагает постепенное сокращение ареала вида, приводящее в конечном счете к полному вымиранию данной формы. При этом, конечно, нельзя забывать, что в истории каждого вида должны были происходить различные изменения конфигурации ареала и его величины. Возможно многократное чередование уменьшения и увеличения ареала. Возможны даже случаи, когда после разрывания ареала на два или несколько меньших ареалов затем происходит слияние этих последних в единый. Вполне возможны случаи, когда ареал, занимаемый данной формой, в течение более или менее продолжительного времени сокращается, и она может показаться вымирающей, но потом ареал начинает возрастать, и форма уже не обнаруживает никаких признаков угасания.

В палеобиологической истории вида трудно или даже невозможно точно прослеживать такие перипетии.

Тем не менее история органического мира и нынешнее его состояние подтверждают положение дарвинизма о постепенном сокращении ареала данного таксона в процессе его вымирания. Палеобиологу, конечно, редко бывают доступны колебания очертаний видового ареала; это слишком тонкие детали истории, обычно неуловимые на геоисторическом и палеобиологическом материале. В палеобиологической истории легче подметить сокращение ареалов более крупных таксонов — родов, семейств, отрядов. Если в последовательные века площадь, занимаемая таксоном, который в конце концов вымер, последовательно и неуклонно сокращалась, то в этом нельзя не видеть подтверждения упомянутого дарвинистского тезиса. Это можно иллюстрировать схематической картой, показывающей географическое распространение ископаемых и ныне живущих представителей данного крупного таксона. Палеобиология знает множество таких фактов. В оценке их необходима, конечно, большая осторожность, потому что надо всегда иметь в виду крайнее несовершенство, неполноту наших данных об органическом мире прошлых времен.

В одной из наших предыдущих работ мы писали о двух моментах, характеризующих сложность проблемы вымирания. Считаем нелишним привести отрывок из этой работы (1948, стр. 486—487). «Во-первых, надо всегда помнить о неполноте геологической летописи. Первое появление данного вида в известной нам геологической летописи и исчезновение его из этой последней никак нельзя считать за даты его возникновения и окончательного вымирания. Реальная длительность существования данного вида (или данной группы видов) обычно гораздо больше отрезка времени,

определяемого появлением его в геологической летописи и исчезновением из нее. Следовательно, датирование вымирания формы или группы — дело далеко не такое простое, как это может казаться потому, как часто встречаются в палеонтологической литературе указания на время вымирания тех или иных организмов. Даже приблизительная дата вымирания может быть установлена лишь на основе подробного изучения истории данной группы, сопровождавших и сменивших ее групп, а также геологической истории областей, где жили и эволюировали изучаемые нами организмы.

Во-вторых, точное изучение хронологии форм и групп организмов возможно на основе тщательной разработки проблемы геологической синхронизации. Успехи палеонтологического изучения явлений вымирания и их причин зависят, естественно, от степени точности наших стратиграфических сопоставлений. Если, например, мы имеем основания подозревать, что отложения, относимые в нашей стране к кампанскому и маастрихтскому ярусам, не соответствуют кампанскому и маастрихтскому ярусам Западной Европы, то нам, конечно, будет трудно говорить о времени исчезновения тех или иных форм (аммонитов, белемнитов, иноцерамов, ежей) в этих областях.

Таким образом, точное датирование исчезновения форм и их вымирания зависит от состояния проблемы геологической синхронизации. Поэтому мы вправе сказать, что проблему вымирания надо разрабатывать вместе с проблемой геологической синхронизации».

Не надо забывать, что наши сведения об изменениях ареалов ископаемых форм и групп далеки от той степени точности, которая доступна исследователям нынеживущих флор и фаун. По этому поводу позволим себе воспроизвести следующее место из той же нашей книги (стр. 487): «Мы говорили о фактах последовательного сокращения ареалов различных форм и групп. Представим себе обширную площадь, занятую осадками определенного яруса A, и допустим, что в десяти точках этой площади отложения яруса содержат вид N. Если у нас нет уверенности, что на протяжении всего века не было даже краткого момента сосуществования популяций вида N во всех десяти точках, то мы не можем включить все эти точки в ареал распространения данной формы. Действительно, возможно, что этот вид жил сначала в точке I, а затем распространился до точки II, но обосновался там только после полного исчезновения из точки I. Позже он распространился до точки III, но создал там постоянную популяцию только после вымирания в точке II и т. д. В таком теоретически мыслимом случае миграции вида может оказаться, что во всех десяти точках популяции этого вида жили разновременно. Следовательно, ареал, в который мы включили бы все десять точек или хотя бы даже

две точки, был бы биологически нереальным, фиктивным. Значит нахождение формы во многих местах области распространения яруса, а тем более отдела или системы не есть прямое указание на ареал ее распространения. Если даже у нас имеются подобные данные из нескольких ярусов, следующих один за другим, то этого, строго говоря, еще недостаточно для решительного суждения о сокращении или расширении ареала.

Наши выводы об изменении ареалов распространения будут тем лучше обоснованы и тем точнее, чем подробнее и тщательнее мы изучим геологическую историю области и эволюционную историю ее населения».

Коротко говоря, следует тщательно остерегаться преувеличивать достоверность тех данных, которыми мы пользуемся для выяснения закономерностей вымирания ископаемых форм и групп.

Нельзя уверенно говорить о популяциях, если перед нами лотки с коробками, где лежат зубы, собранные хоты бы в одном месте из одного слоя: зубы могут принадлежать зверям, жившим далеко не одновременно. Тем более неправильно думать, что единую популяцию представляет коллекция ископаемых остатков, происходящих не из одного пласта и найденных в различных точках, более или менее значительно отдаленных одна от другой. А такую неосторожность порой допускают исследователи, стремящиеся к полной биологизации палеонтологии. Биологическое изучение ископаемого материала вполне возможно и необходимо; но некоторые методы, применяемые в биологии ныне живущих организмов, по самоочевидным причинам недоступны палеобиологу.

Не надо преувеличивать возможности изучения ископаемого органического мира, но в то же время не следует и преуменьшать эти возможности. Это касается и проблемы факторов вымирания организмов, где палеобиологии принадлежит ведущее место и где в то же время она не в состоянии прослеживать все мельчайшие изменения в жизни и развитии некогда существовавших популяций.

Продвигаясь к познанию причин изменчивости органических форм, палеобиология действует постоянно в содружестве с биологией ныне живущих организмов, широко пользуясь данными этой науки. Поскольку можно считать решенным вопрос о ведущем значении биотического фактора вымирания, возникает дальнейший вопрос: какие же организмы участвовали в вытеснении изучаемой нами вымершей группы?

Исходя из того, что эволюция охватывает весь органический мир и что все крупные его подразделения так или иначе не оставались на одном уровне, а испытывали восходящее, прогрессивное развитие, мы должны признать, что отстающие формы и группы

подвергались давлению со стороны не только хищников и ближайших соседей по «нише», но и других членов данного биоценоза. Однако основным фактором вымирания таксонов, по-видимому, было воздействие со стороны новых конкурентов, близких к ним по приспособлениям, и новых хищников, более опасных, чем хищники старых типов. Поэтому в изучении событий вымирания особо важное значение имеют моменты появления и расселения этих наиболее опасных для данной группы существ. Следовательно, необходимо как можно более точно выяснять эти геохронологические даты. Мы видели, что почти во всех случаях вымирания крупных таксонов оказывается возможным установить даты возникновения и распространения опасных врагов и конкурентов этих существ. Это признается многими палеобиологами в отношении событий вымирания, за исключением редких случаев, в том числе так называемого великого мезозойского вымирания на границе мела и палеогена. Однако мы видели, что и этот, наиболее показательный, быть может, случай гибели таксонов должен был зависеть от эволюции их опасных врагов и конкурентов.

Таким образом, во всех изученных случаях можно указать на те группы, которые были главными «виновниками» гибели вымерших таксонов. Это представляется нам существенным подтверждением дарвиновского понимания причин исчезновения групп организмов в течение геологического времени.

Считаем важным еще одно соображение методологического характера. Допустим, что для объяснения всесветного вымирания предложена какая-то особая гипотеза. Так, Л. С. Рассел (1965) высказал гипотезу, согласно которой динозавры вымерли вследствие роковой для них несовершенной гомеотермии. Положим даже, «рассуждения ради», что эта гипотеза довольно сносно покрывает факты, касающиеся истории крупных динозавров. Но она может претендовать на объяснение вымирания лишь некоторых динозавров, так как не касается причин исчезновения других форм той же группы и остальных рептилий мезозойских типов, вымерших тоже в позднем меле, а то и раньше. Как же можно приложить эту гипотезу к проблеме вымирания в один отрезок геологического времени разнообразных наземных пресмыкающихся? Далее, как она может объяснить гибель за тот же промежуток времени разнообразных водных рептилий, а также аммонитов, белемнитов, рудистов, цельнокостных рыб (Holostei)? Гипотеза Рассела не указывает ни на какие возможные причины одновременности этих событий вымирания. Эта одновременность для сторонников гипотезы Рассела оставалась бы вечной загадкой.

Довольно близкие к гипотезе Рассела соображения высказал И. Д. Стрельников (1959, стр. 132), который писал, что «мезозойские рептилии, весившие много тонн (иногда до 50 *т*), продуциро-

вали так много тепла, что должны были быть теплокровными». Этот исследователь утверждал, что повышение температуры тела, не достигающее даже предельной терпимой температуры, стерилизует половые клетки, что могло быть причиной исчезновения больших групп мезозойских рептилий. Но такое объяснение вымирания динозавров представляется нам тоже односторонним и узким.

Между тем дарвиновское учение, исходящее из принципа прогрессивного развития всего биоса, дает вполне удовлетворительное объяснение вымирания разных групп. В этом его огромная сила, преимущество перед остальными гипотезами, которые мелькают в науке как болотные огоньки.

Некоторым читателям, быть может, покажется, что мы слишком узко понимаем причины вымирания. В самом деле, мы не склонны считать причинами вымирания все то, что предшествует этому событию и без чего вымирание не может произойти. Вымереть может лишь тот вид, который однажды возник, и следовательно, видообразование есть одно из предварительных условий вымирания. Не думаем, однако, чтобы кто-либо стал серьезно настаивать на том, что видообразование есть одна из причин вымирания. Но мы воздерживаемся от признания причинами вымирания и таких явлений в развитии филогенетических ветвей, которые тесно связаны с вымиранием и создают условия, подготовляющие обстановку, затрудняющую дальнейшее существование данного таксона. Возникновение такой обстановки обусловливает эффективность действия причин, непосредственно вызывающих вымирание данного таксона. Элементами подобной обстановки могут быть такие явления, как инадаптивная эволюция (по Ковалевскому), нарушения гомеостазиса, о значении которых писал Кайзер,— различные изменения строения и функций организма, неблагоприятные для развития организмов в направлении повышения жизнеспособности и резистентности в условиях усложняющейся биотической среды.

Только дарвинистская теория причин вымирания соответствует фактам биологии и истории органического мира, и нет таких фактов, которые не укладывались бы в эту теорию.

Около двадцати лет назад мы писали, что «в изучении проблемы вымирания мы должны идти по пути, указанному учением Дарвина». Вымирание организмов останется облеченным тайной до тех пор, пока исследователи, подобно многочисленным авторам теорий и гипотез, рассмотренных в этой книге, будут искать какой-то особенной внешней по отношению к биосу причины одновременного и повсеместного исчезновения видов, родов и более крупных таксонов протистов, растений и животных, какого-то всемогущего физического или химического фактора, мгновенно уничтожающего мелкие и крупные таксоны организмов. Общие причины вымирания видов и групп никогда не будут поняты биологами, которые

игнорируют взаимоотношения между организмами и противоречия, развивающиеся внутри органического мира, и которые пытаются объяснить события вымирания лишь как прямой результат каких-то внезапных изменений вне биоса. Мы, однако, видели, что большинство ученых, рассматривающих проблему вымирания, ищут ее решение именно в таких стремительных, катастрофических событиях в неорганическом мире. Анализ фактического материала убедил нас, во-первых, в безнадежности таких попыток и, во-вторых, в правильности общего решения проблемы, данного Дарвином более ста лет назад.

В этом можно видеть, как и везде в эволюционной биологии, торжество дарвинизма — великого учения Дарвина.

ЛИТЕРАТУРА

Абель О. [Abel O.] 1904. Über das Aussterben der Arten.— Compt. rend IX Congrès géol. internat. Vienne, 103, 739—748.
Абель О. [Abel O.] 1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 2-te Aufl. Jena.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1950. Classification of the Madro-Tertiary flora.— Carnegie Inst. Washington Publ., 590. Contrib. Paleontol., 1—22.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1956. Mio-Pliocene floras from West-Central Nevada.— Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 33.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1958а. Evolution of the Madro-Tertiary geoflora.— Bot. Rev., 24, N 7, 433—509.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1958б. Early Cambrian marine fauna.— Science, 128, N 3314, 7—9.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1960. The evolution of flowering plants.— In: «Evolution after Darwin», v. 1. The evolution of life. Tax S. (Ed.), 227—305.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1966. Origin of deciduous habits in temperate forests.— Evolution, 20, N 1, p. 1—15.
Аксельрод Д. И. [Axelrod D. I.] 1967. Quaternary extinction of large mammals.— Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 74, 1—42.
Альдингер Г. [Aldinger H.] 1937. Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. —Medd. Grønland, 102 (3), 1—392.
Ананьев А. Р. 1963. Тип Psilopsida. Псилофитовые.— Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные и др. М.. 315—333.
Ананьев А. Р., Маслов В. П. 1963. Бурые водоросли. Систематическая часть.— Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные и др. М., 190.
Анберже Л. [Emberger L.] 1960. Traité de botanique (Systématique). Les végétaux vasculaires. Paris.
Андрусов Н. И. 1891. О характере и происхождении сарматской фауны.— Горный журн., № 2, 241—280.
Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии.— Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., отд. геол. и минер., 25, I—IV + 689.
Андрусов Н. И. 1917. Понтический ярус.— Геология России, 4, ч. 2, вып. 2, 1—41.
Андрусов Н. И. 1918. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху.— Изв. Акад. наук, сер. 6, 12, № 8, 749—760.
Андрусов Н. И. 1963. Избранные труды, т. II. М.
Арамбур К. [Arambourg C.] 1950. Le problème de l'extinction des espèces et des groupes. — In: C. Arambourg, L. Cuénot, P.—P Grassé, etc. «Paléontologie et transformisme». Paris, 89—121.

Аркелл У. Дж. [Arkell W. J.] 1957. Introduction to Mesozoic Ammonoides.— Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. L, 81—129.
Архангельский А. Д., Страхов Н. М. 1938. Геологическое строение и история развития Черного моря. М.— Л.
Арчи Г. [Archey G.] 1941. The Moa.— Bull. Auck. Mus., N 1.
Аудова А. [Audova A.] 1929. Aussterben der Mesozoischen Reptilien. 1. Mitteilung: physiologische Grundlagen.— Palaeobiologica, Bd. 2, 222. 2. Mitteilung: vorwiegend ökologische und tiergeographische Grundlagen.— Palaeobiologie, 2. 365—401.
Басс Э. [Basse É.] 1952. Ammonoidea s. str.— Traité de paléontologie, t. 2. Paris, p. 522—555.
Бейер К. [Beyer K.] 1952. Zur Stratigraphie des obersten Gotlandium in Mitteleuropa.— Wiss. Z. Univ. Greifswald, math.— naturwiss. Reihe, 1, N 1, 1—33.
Белоусова З. Д. 1965. Остракоды. В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 83—85.
Берингер К. Х. [Beringer C. Ch.] 1941. Stammesgeschichte als historische Naturwissenschaft. Jena.
Беркей С. П., Моррис Ф. К. [Berkey C. P., Morris F. K.] 1927. Geology of Mongolia.— Nat. Hist. Central Asia.— Amer. Mus. Natur. Hist. N. Y., 2.
Берлиоз Ж. [Berlioz J.] 1950. Evolution actuelle des oiseaux. Espèces récemment éteintes.— Traité de zoologie, t. 5. Paris, p. 836—844.
Берри У. Б. Н. [Berry W. B. H.] 1962. Graptolite occurrence and ecology.— J. Paleontol., 36, N 2, 285—293.
Берри У. Б. Н. [Berry W. B. N.] 1964. Siluro-Devonian graptolites from Eildon. Victoriy.— Austral. J. Sci., 26, 223—224.
Берри У. Б. Н. [Berry W. B. N.] 1965. American Early Devonian monograptids.— Geol. Soc. America Spec. Paper, N 82.
Берри Э. У. [Berry E. W.] 1920. Paleobotany: a sketch of the origin and evolution of floras.— Annual Rept. Smithsonian Inst. Washington, p. 289—407.
Берри Э. У. [Berry E. W.] 1923. Pathological conditions among fossil plants.— In: K. L. Moodie. «Paleopathology». Urbana, p. 99—108.
Берри Э. У. [Berry E. W.] 1928. Cephalopod adaptation. The record and its interpretation.— Quart. Rev. Biol., 3, N 1, 92—108.
Бертен Л., Аранбур К. [Bertin L., Arambourg C.] 1958. Systématique des poissons.— Traité de zoologie, t. 13. Paris, 1967—1983.
Бинге Ганс-Йост [Binge Hans-Jost]. 1964. Über die vermutliche Ursache der Korrelation zwischen der phylogenetischen Entwicklung der Säugetiere und Klimawechseln in geologischen Vergangenheit.— Abhandl. und Verhandl. naturwiss. Vereins Hamburg, 8, 21—28.
Бир Г. де [Beer G. de]. 1933. Embriologie et évolution. Traduit par J. Rostland. Paris.
Бирбауэр Дж. Р. [Beerbower J. R.] 1960. Search for the past. N. Y. Englewood Cliffs.
Бирштейн Я. А. 1947. Понятие «реликт» в биологии.— Зоол. журн., 26, вып. 4, 313—329.
Бичер Ч. Ф. [Beecher C. E.] 1898. The origin and significance of spines. A study in evolution.— Amer. J. Sci., 4-th ser., 6, 1—20, 125—136, 249—268, 329—358.
Бобкова Н. Н., Пчелинцев В. Ф. 1960. Отряд Rudistae.— Основы палеонтологии. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М., 145—162.
Бойрлен К. [Beurlen K.] 1933. Vom Aussterben der Tiere.— Natur und Museum, 63, N 1—3, 1—8, 55—63, 102—106.

Бойрлен К. [Beurlen K.] 1956. Der Faunenschnitt an der Perm-Trias Grenze.— Z. Dtsch. geol. Ges., 108, N 1, 88—99.
Бойрлен К. [Beurlen K.] 1957. Faunas salobras fosseis e o tipo ecologico-paleogeografico das faunas gondwânicas no Brasil.— Anais Acad. brasil. cienc., 29, N 2, 229—241.
Бок У. С. [Bock W. S.] 1963. The cranial evidence for Ratite affinities.— Proc. XIII Internat. Ornithol. Congr. N. Y., 39—54.
Борсук М. О. и др. 1963. Тип Lycopsida. Плауновидные.— Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные и др. М., 415—472.
Боукот А. Дж. [Boucot A. J.] 1963. Lower Gedinnian brachiopods of Belgium.— Mem. Inst. geol. Univ. Louvain, 21, 283—324.
Боучек Б. [Bouček B.] 1963. Einige Bemerkungen zu der Fauna und Beziehungen der Übergangsschichten zwischen Silur und Devon in Mitteleuropa und zu der Frage der Grenze zwischen Silur und Devon.— Ann. Mus. geol. Bologna, 31, 93—108.
Боучек Б., Горни Р. [Bouček B., Horny R.] 1964. Bemerkungen zu einer neuen Interpretation der Beziehungen zwischen dem böhmischen, polnischen und deutschen höheren Silur.— Geologie, 13, 543—555.
Боуэн Р. [Bowen R.] 1961. Paleotemperature analyses of Mesozoic Belemnoidea from Germany and Poland.— J. Geol., 69, N 1, 75—83.
Брамлет М. Н. [Bramlette M. N.] 1966. Massive extinctions in biota at the end of Mesozoic time.— Science, 148, N 3678, 1696—1699.
Брамлет М. Н., Мартини Э. [Bramlett M. N., Martini E.] 1964. The great change in calcareous nannoplankton fossils between the Maestrichtian and Danian.— Micropaleontology, N 3, 291—322.
Брокки Дж. [Brocchi J.] 1814. Conchiliologia fossile Subapennina. Milano.
Брукс А. Ч., Бесс И. О. [Brooks A. C., Buss I. O.] 1962. Past and present status of elephant in Uganda.— J. Wild Life Manag., 26, N 1, 38—50.
Будыко М. И. 1967а. О причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена.— Изв. АН СССР, сер. геогр., № 2, 28—36.
Будыко М. И. 1967б. Изменения климата.— Метеорол. и гидрология, № 11, 18—27.
Будыко М. И. [Budyko M. I.] 1968. On the causes of climatic variations.— Sverig. meteorol. och hydrol. instit. meddelanden, ser. 13, N 28, 6—13.
Булмэн О. М. Б. [Bulman O. M. B.] 1933. Programme evolution in the graptolithes.— Biol. Rev., 8, 311—334.
Буро Э. [Boureau E.] 1964. Traité de paleobotanique. Paris. Boureau (sous la direction de).
Бурчак-Абрамович Н. И. 1953. Ископаемые страусы Кавказа и Юга Украины.— Тр. Ест.-истор. музея им. Г. Зардаби, вып. VII. Баку.
Бутцер К. В. [Butzer K. W.] 1964. Environment and archeology. An introduction to Pleistocene geography. London.
Бэкман С. С. [Buckman S. S.] 1887—1907. A monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series.— Palaeontogr. Soc. London.
Валлизер О. Г. [Walliser O. H.] 1962. Conodonten Chronologie des Silurs (Gotlandium) und des tieferen Devons mit besonderer Berücksichtigung der Formationsgrenze.— Sympos. Silur/Devon-Grenze, 281—287.
Вальтер И. [Walter J.] 1927. Algemeine Palaeontologie. Berlin.
Ван Вален Л. и Слоан Р. Э. [Van Valen L. and Sloan R. S.] 1966. The extinction of multituberculates.— Syst. Zool., 15, N 4261, 261—278.
Вандель А. [Vandel A.] 1949. L'homme et l'évolution. Paris.
Вандель А. [Vandel A.] 1951. Analyse de quelques tendances de l'évolutionisme contemporain.— Rev. scient., 89, N 3309, 27—35.

Вандель А. [Vandel A.] 1955. L'évolution considérée comme phénomène de développement.— Bull. Soc. zool. France, 79, N 4, 341—356.
Вандель А. [Vandel A.] 1963. Evolution et auto-regulation.— Année biol., N 3—4, 179—197.
Вандель А. [Vandel A.] 1964. Biospéologie. Paris.
Василевская Н. Д. 1963. Порядок Ginkgoales. Общая часть.— Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 168—182.
Вахрамеев В. А. 1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана.— Региональная стратиграфия СССР, т. 1.
Вахрамеев В. А. 1963. Тип Pteropsida. Папоротниковидные.— Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные и др. М., 526—542.
Вашичек М. [Vašiček M.] 1959. Obohacovani a ochuzova in faun a flor ve svetle geologickeho vývoje Oceanie. Sb. Českosl. spovec. zemepisne, 64, 105—125.
Вернадский В. И. [Vernadsky V. I.] 1930. Geochemie in ausgewählten Kapiteln. Leipzig.
Виланд Г. Р. [Wieland G. R.] 1925. Dinosaur extinctions.— Amer. Natur., 59, N 663, 557—565.
Вильзер Ю. [Wilser J.] 1931. Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. Versuch einer Paläophitobiologie. Berlin.
Вильфарт М. [Wilfarth M.] 1938. Gab es russeltragende Dinosaurier? — Z. Dtsch. geol. Ges., 90, H. 2, 87—100.
Вильфарт М. [Wilfarth M.] 1949. Die Lebensweise der Dinosaurier. Stuttgart.
Вогн П. П. [Vaughn P. P.] 1963. New information on the structure of Permian lepospondylous vertebrae.— Publ. Calif. Acad. Sci., 62, 150—157.
Вудвард А. С. [Woodward A. S.] 1931. Modern progress in vertebrate paleontology. Huxley Memorial Lecture. London.
Гайэтт А. [Hyatt A.] 1894. The phylogeny of an acquired characteristic.— Proc. Amer. Philos. Soc., 32, N 143, 349—647.
Гандлирш А. [Handlirsch A.] 1909. Über Relikten.— Verhandl. zool. bot. Ges. Wien, 59, 183—207.
Гардинер Б. Ч. [Gardiner B. C.] 1960. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes chiefly from the Lower Lias.— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), geol., 4 (7), 239—364.
Гаррингтон Г. Дж. [Harrington H. J.] 1959а. Classification (of Trilobites).— Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. 0, 145—540.
Гаррингтон Г. Дж. [Harrington H. J.] 1959б. General description of Trilobita.— Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. 0, 38—117.
Гейнц А. [Heintz A.] 1935. How the fishes learned to swim.— Smithsonian Rept for 1934, 223—245.
Геккер Р. Ф. 1964. Класс Blastoidea.— Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М., 45—52.
Генбест Л. Дж. [Henbest L. G.] 1952. Significance of evolution explosions for distrophic divisions of earth history.— J. Paleontol., 26, 299—318.
Генниг Э. [Hennig E.] 1932. Wesen und Wege der Paläontologie. Berlin.
Генниг Э. [Hennig E.] 1953. Irdiches Werden. Orion-Bücher. Murnau.
Гернес Р. [Hoernes R.] 1911. Das Aussterben der Arten und Gattungen sowie der grosserer Gruppen des Tier-und Pflanzenreiches. Graz.
Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1957. New fossils from the base of Cambrian in South Australia.— Trans. Roy. Soc. South Australia, 81, 185—188.
Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1958. The oldest fossil faunas of South Australia.— Geol. Rundschau, 47, H. 2, 522—531.
Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1959. Precambrian Coelenterata from Australia, Africa and England.— Nature, 183, 1472—1473.

Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1961. Precambrian animals.— Scient. Amer., 204, N 3, 72—78.
Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1962. Precambrian fossils.— Biol. Rev., 37, 467—494.
Глесснер М. Ф. [Glaessner M. F.] 1963. Zur Kenntnis der Nama-Fossilien Südwest — Africas.— Ann. Naturhist. Mus. Wien, 66, 113—120.
Глесснер М. Ф., Уэйд М. [Glaessner M. F., Wade M.] 1966. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia.—Palaeontology, 9, pt. 4, 599—628.
Голенкин М. И. 1927. Победители в борьбе за существование.— Тр. Бот. ин-та I Моск. гос. ун-та. М.
Голланд Ч. Г. [Holland C. H.] 1965. The Siluro-Devonian boundary.— Geol. Mag., 102, N 3, 213—221.
Гольдринг В. [Goldring W.] 1950. Handbook of paleontology for beginners and amateurs. Univ. State N. Y.
Гослин У. А. [Gosline W. A.] 1965. Teleostean phylogeny.— Copeia, N 2, 186—194.
Госсан Г. Gaussen H. 1937. Jeunesse et évolution.— Rev. gen. sci. pures et appl., 48.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1942. Évolution et retour aux formes ancestrales.— Rev. gén. sci. pures et appl., 52.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1942—1944. Les Gymnospermes actuelles et fossiles.— Trav. Lab. forest. Toulouse, 2, fasc. I—III.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1947а. L'évolution pseduocyclique et la notion de surévolution.— Scientia, 81, 65—68.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1947 б. Surévolution et sénilite chez végétaux.— Rev. scient., 85, 3268—3269,
Госсан Г. [Gaussen H.] 1952 а. L'évolution pseudocyclique.— Colloq. internat. Centre nat.— Année biol., 28, fasc. 1—2.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1952б. La notion de surévolution.— Colloq· internat. Centre nat.— Année biol., 28, fasc. 1—2.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1953. La surévolution chez les Araucaricées.— Phytomorphologie, 3, N 3, 253—257.
Госсан Г. [Gaussen H.] 1959. Classification naturelle des Spermaphytes. Recent Advances Bot., 1. Montreal.
Готан В., Вейланд Г. [Gothan W., Weyland H.] 1964. Lehrbuch der Paläobotanik. 2-te Aufl. Berlin.
Грабау А. У. [Grabau A. W.] 1902. Studies of Gastropoda.— Amer. Naturalist, 36, N 432, 917—945.
Грабау А. У. [Grabau A. W.] 1904. Phylogeny of Fusus and its allies.— Smithsonian Misc. Collect., 44, N 1417.
Грабау А. У. [Grabau A. W.] 1907. Studies of Gastropoda. III. On orthogenetic variation in Gastropoda.— Amer. Naturalist, 41, N 490, 607—646.
Грегори Дж. Т. [Gregory J. T.] 1952. The jaws of the Cretaceous toothed birds, Ichthyornis and Hesperornis.— Condor, 54.
Грегори У. К., Симпсон Дж. Г. [Gregory W. K., Simpson G. G.] 1926. Cretaceous mammal skulls from Mongolia.— Amer. Mus. Novitates, N 225, 1—20.
Гринуэй Дж. Ч. [Greenway J. C.] 1958. Extinct and vanishing birds of the world. N. Y.
Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР.— Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 64, геол. сер., № 17.
Давиташвили Л. Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. М.— Л

Давиташвили Л. Ш. 1939. Дарвинизм и проблема вымирания.— Успехи совр. биол., 11, вып. 2, 267—287.

Давиташвили Л. Ш. 1940. Развитие идей и методов в палеонтологии. М.

Давиташвили Л. Ш. 1941. Курс палеонтологии. М.

Давиташвили Л. Ш. 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых. Тбилиси.

Давиташвили Л. Ш. 1947а. Экогения типов, классов и других подразделений органического мира.— Сообщ. АН Груз. ССР, 8, № 5.

Давиташвили Л. Ш. 1947б. Экогения жизненных областей и типов местообитаний.— Сообщ. АН Груз. ССР, 8 № 6.

Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.

Давиташвили Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии. Изд. 2. М.— Л.

Давиташвили Л. Ш. 1951. В. О. Ковалевский. Второе, дополненное издание. М.

Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории об эволюционном прогрессе. М.

Давиташвили Л. Ш. 1959а. К вопросу об историческом развитии моллюсков в Черноморском бассейне на протяжении неогена.— Сборник трудов, посвященный А. И. Джанелидзе. Тбилиси, 293—297.

Давиташвили Л. Ш. 1959б. Вопросы дарвинизма в палеонтологии.— Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М., 44—75.

Давиташвили Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. М.

Давиташвили Л. Ш. 1966. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.

Дальк А. [Dalcq A.] 1949. L'apport de l'embryologie causale au problème de l'evolution.— Port. Acta Biol. volume jub. Prof. Goldschmidt. Coimbra, 367—400.

Дальк А. [Dalcq A.] 1951. Le problème de l'évolution est-il près d'être résolu? — Ann. Soc. Roy. zool., 11—138.

Дальк А. [Dalcq A.] 1955. Les ontomutations à l'origine des mammifères.— Bull. Soc. zool. France, 79, N 4, 240—255.

Данильченко П. Г. 1964. Надотряд Teleostei. Костистые рыбы.— Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., 396—484.

Дарвин Ч. [Darwin Ch.] 1903. In: More letters of Charles Darwin, v. 1. Darwin F. and Seward A. S. (Eds.). London.

Дарвин Ч. 1935. Соч., т. 1. М.— Л.

Дарвин Ч. 1939. Соч., т. 3. М.— Л.

Дарвин Ч. 1951. Соч., т. 4. Изменения домашних животных и культурных растений. М.— Л.

Дарлингтон Ф. Дж. [Darlington Ph. J.] 1957. Zoogeography. The geographical distribution of animals. N. Y.

Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии, т. 6. Позвоночные. Птицы. М.— Л.

Дементьев Г. П. 1964. Класс Aves. Птицы.— Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М., 660—699.

Депере Ш. [Depéret Ch.] 1907. Les transformations du monde animal. Paris.

Дешазо К. [Dechaseaux C.] 1948. Le problème de l'extinction des groupes étudie chez les rudistes.— Rev. scient., 86-e année, 83—86.

Дешазо К. [Dechaseaux C.] 1952. Classe de Lamellibranches.— Traité de paléontologie, t. 1. Paris, 220—364.

Дешазо К. [Dechaseaux C., Sornary J.] 1959. «Recifs» à Rudistes.— Bull. Soc. géol. France, ser. 7, 1, 399—401.

Деше И. [Deschet Y.] 1966. Études sur des Trigoniidae Cénozoiques.— Trav. Lab. paléontol., Univ. Paris, Fac. sci. d'Orsay.

Джепсен Дж. Л. [Jepsen G. L.] 1931. Dinosaur egg shell fragments from Montana.— Science, new ser., 73, 12—13.
Джилмор Ч. У. [Gilmore C. W.] 1943. Fossil lizards of Mongolia.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 81, N 4, 361—384.
Джордж Т. Н. [George T. N.] 1958. The ecology of fossil animals. 1. Organism and environment.— Sci. Progr., 46, N 184, 677—690.
Джордж Т. Н. [George T. N.] 1962. The concept of homeomorphy.— Proc. Geologists Assoc., 73, N 1, 9—64.
Дзоценидзе Г. С. 1965. Влияние вулканизма на образование осадков. М.
Дзунини Дж. [Zunini G.] 1933. La morte della specie.— Riv. Ital. paleontol., 39, 56—102.
Динер К. [Diener C.] 1920. Paläontologie und Abstammungslehre. 2-te Aufl. Berlin — Leipzig.
Догель В. А. 1951. Общая протистология. М.
Долло Л. [Dollo L.] 1922. Les Céphalopodes déroulés et l'irrévérsibilité de l'evolution. Bijdragen tot de dierkunde uitgeg door het kon. zool. Gen. Natura artis magistra, de Amsterdam Fest-Nummer Dr. Max Weber, 215—226.
Дысса Ф. М., Нестеренко П. Г., Стовас М. В., Широков А. З. 1960. К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов.— Докл. АН СССР, 131, № 1, 185—187.
Дэм Р. [Dehm R.] 1963. Das Ursachen-und Zeitproblem in der Stammesgeschichte.— Naturwiss. Rundschau, 16, N 4, 127—134.
Дюрден Дж. Э. [Duerden J. E.] 1920. Methods of degeneration in the ostrich.— J. Genetics, 9, N 2, 131—193.
Елецкий Ю. А. [Jeletzky J. A.] 1956. Paleontology, basis of practical geochronology.— Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geologists, 40, (4), 679—706.
Елецкий Ю. А. [Jeletzky J. A.] 1962. The allegedly Danian dinosaur-bearing rocks of the globe and the problem of the Mesozoic-Cenozoic boundary.— J. Paleontol., 36, N 5, 1005—1018.
Елецкий Ю. А. [Jeletzky J. A.] 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea.— Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Mollusca, art. 7.
Елецкий Ю. А., Клеменс У. А. [Jeletzky J. A., Clemens W. A.] 1965. Comments on Cretaceous Eutheria Lance, *Scaphites* and *Inoceramus*? ex gr. *tegulatus*.— J. Paleontol., 39, N 5, 952—959.
Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 24.
Ефремов И. А. 1952. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 6.
Ефремов И. А. 1954а. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 54.
Ефремов И. А. 1954б. Палеонтологические исследования в Монгольской народной республике. — Тр. Монгольской комиссии АН СССР, № 59, 3—32.
Жаннель Р. [Jeannel R.] 1950. La marche de l'évolution.— Publ. Mus. nat. histoire natur., N 15.
Жинью М. 1952. Стратиграфическая геология. М.
Жуковский П. М. 1949. Ботаника. Изд. 3. М.
Журавлева И. Т. 1965. Время появления археоциат.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов). Новосибирск, 107—110.
Зальфельд Г. [Salfeld H.] 1913. Artbildung bei Ammoniten.— Z. Dtsch. geol. Ges., Monatsber, 65, 437—440.
Зауэр К. О. [Sauer C. O.] 1944. A geographic sketch of early man in America.— Geogr. Rev., 34, N 4, 529—573.

Зимон В. [Simon W.] 1958. Erdgeschehen und Stammesgeschichte.— Geologie, 7, N 3—6, 808—825.

Иванов А. В. 1960. Погонофоры.— Фауна СССР, нов. сер., № 75, 1—271.

Иванов А. Д. 1960. Новые находки яичной скорлупы ископаемого страуса в Селенгинской Даурии.— Тр. Бурят. компл. н.- н. ин-та СО АН СССР, вып. 2, сер. геол.- геогр.

Иванова Е. А. 1955. К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры.— Докл. АН СССР, 105, № 1, 154—157.

Иванова Е. А. 1958. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 69.

Иваньев Л. Н. 1964. Стратиграфическое и палеогеографическое значение остатков ископаемого страуса в Западном Забайкалье.— Геология и геофизика, № 6, 108—116.

Иегер Г. [Jaeger H.] 1959. Graptolithen und Stratigraphie des jüngsten Thüringer Silurs.— Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem., Geol. und Biol., N 2.

Иегер Г. [Jaeger H.] 1962. Das Silur (Gotlandium) in Thüringien und am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges (Kellerwald Marburg, Giessen).— Sympos. Silur/Devon — Grenze, 108—135.

Иегер Г. [Jaeger H.] 1964. *Monograptus hercynicus* in Westsudeten und das Alter der Westsudeten-Hauptfaltung. Teil 1.— Geologie, 13, H. 3, 249—277.

Ильина Т. Г. 1965. Четырехлучевые кораллы.— В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 36—40.

Казанцева А. А. 1964. Подкласс Actinopterygii. Лучеперые.— Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., 323—335.

Казье Э. [Gasier E.] 1960. Les iguanodons de Bernissart. Bruxelles.

Казье Э. [Gasier E.] 1962. Propos sur l'importance des fluctuations de l'activité solaire dans le determinisme des transgressions marines et d'autres facteurs physiques de l'évolution de la biosphère.— Bull. Inst. Roy. sci. natur. Belgique, 37, N 45.

Кайзер Г. Э. [Kaiser H. E.] 1955а. Die Wandlung der Typen (Baupläne) und die Frage des Alterns der Stämme.— Z. Alternforsch., 9, N 1—2, 155—163.

Кайзер Г. Э. [Kaiser H. E.] 1955б. Phylogenetische Wachstumshemmungen (Dezentralisationen) als Gründe des Aussterbens von Organismen früherer Erdperioden.— VII Congr. internat. pathol. comparée. Lausanne.

Кайзер Г. Э. [Kaiser H. E.] 1960. Untersuchungen zur Osteologie der fossilen und rezenten Pachaeostosen.— Palaeontographica.

Кайзер Г. Э. [Kaiser H. E.] 1961. Über die Problematik des Aussterbens vorzeitlicher Tiere auf Grund anatomischer Dekorrelationen.— Z. Alternsforsch., 15, N 1, 30—45.

Кайзер Г. Э. [Kaiser H. E.] 1964. Die Problematik des Abnormen in der Evolution.— Naturwiss. Rundschau, 17, N 2, 57—60.

Камберленд К. В. [Cumberland K. B.] 1962. Moas and men. New Zealand about A. D. 1250.— Geogr. Rev., 52, N 2.

Карлайсл Д. Б. [Karlisle D. B.] 1964. Chitin in a Cambrian fossil Hyolithellus.— Biochem. J., 90.

Карпентер Ф. М. [Carpenter F. M.] 1953. The geological history and evolution of insects.— Amer. Scientist, 41, N 2, 256—270.

Касань С. [Cassagne S.] 1967. Analyse de la notion de «fossile vivant».— Trav. Lab. paléontol. Univ. Paris, Fac. sci. d'Orsay, 1—52.

Кауфман Э. Г., Кеслинг Р. В. [Kauffman E. G., Kesling R. V.] 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur.— Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 15, N 9, 193—248.
Келлер Б. А. 1951. Избранные сочинения. М.
Келлер Б. М., Соколов Б. С. 1962. Вендский комплекс — первое подразделение палеозойской группы.— В сб.: Совещание по стратиграфии отложений позднего докембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 34—36.
Кермак К. А. [Kermack K. A.] 1962. Structure cranienne et évolution de mammifères Mésozoique.— Problèmes actuels de paléontologie. Paris, 310—317.
Киелан-Яворовска З. [Kielan-Jaworowska Z.] 1967. Les résultats des expéditions paléontologiques Polono-Mongoles (1963—1965) dans le désert de Gobi et Mongolie occidentale.— C. I. C. N. R. S., No. 163. Problemes actuels de paléontologie (Evolution des Vertébrés), 419—425.
Киелан-Яворовска З., Ковальский К. [Kielan-Jaworowska Z., Kowalski K.] 1965. Polish-Mongolian palaeontological expeditions to the Gobi Desert in 1963 and 1964.— Bull. Acad. polon. sci., sér. biol., Cl. II, 13, N 3, 175—179.
Кларк А. Г. [Clark A. H.] 1953. The ecology, evolution and distribution of the vertebrates.— Smithsonian Rept for 1952, 283—303.
Кларк Ф. У. [Clarke F. W.] 1924. The geochemistry.— Bull. U. S. Geol. Surv. Washington, N 770.
Клауд П. Э. [Cloud P. E. Jr.] 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates.— Evolution, 2, N 4, 322—350.
Клеменс У. А. [Clemens W. A.] 1961. A Late Cretaceous mammal from Dragon Canyon, Utah.— J. Paleontol., 35, N 3, 578—579.
Клеменс У. А. [Clemens W. A.] 1968. Origin and early evolution of marsupials.— Evolution, 22, N 1, 1—18.
Кобельт В. [Kobelt W.] 1901. Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig.
Ковалевский В. О. [Kovalewsky V. O.] 1873. Sur l'Anchitherium anselianense Cuv, et sur l'histoire paléontologique des chevaux.— Mém. Acad. sci. Pétersb. (VII), XX, N 5, 1—73.
Ковалевский В. О. 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных.— Изв. Об-ва любит. естествозн., антропол. и этнограф., 16, 1—59.
Ковалевский В. О. 1948. Палеонтология лошадей.
Ковалевский В. О. 1960. Собрание научных трудов. Т. III. М.
Ковальский К. [Kowalski K.] 1966. Nowo badania nad ewolucia ssakow.— Wszechswiatm, N 7—8, 168—170.
Козловский Р. [Kozlowski R.] 1966. On the structure and relationships of graptolites.— J. Paleontol., 40, N 3, 489—501.
Козловский Р. [Kozlowski R.] 1967. Sur certains fossiles ordovicins à test organique.— Acta palaeontol. polon., 12, N 2, 99—132.
Колберт Э. Г. [Colbert E. H.] 1955. Giant dinosaurs.— Trans. N. Y. Acad. Sci., 17, N 3, 199—209.
Колберт Э. Г., Коулс Р. Б., Боджерт С. М. [Golbert E. H., Cowles R. B., Bogert C. M.] 1946. Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 86, art. 7.
Колесников В. П. 1940. Верхний миоцен. Стратиграфия СССР, т. XII, 228—373.
Конжукова Е. Д. 1955. Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 49.
Конжукова Е. Д. 1964. Надотряд Labyrinthodontia. Лабиринтозубые, или лабиринтодонты.— Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М., 64—83.

Красовский В. И., Шкловский И. С. 1957. Возможное влияние вспышек сверхновых на эволюцию жизни на Земле.— Докл. АН СССР, **116**, № 2, 197—199.

Крафт П. [Kraft P.] 1926. Ontogenetische Entwicklung und Biologie von Diplograptus und Monograptus.— Paläontol. Z., 7, 207—249.

Крёше О. [Krösche O.] 1963. Die Moa-Strausse.— Neue Brehm-Bücherei, N 322.

Криштофович А. Н. 1915. Американский серый орех Juglans cinerea L. из пресноводных отложений Якутской области.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 124.

Криштофович А. Н. 1950. Эволюция растений по данным палеоботаники.— Проблемы ботаники, вып. 1, 5—27.

Криштофович А. Н. 1957. Палеоботаника. Изд. 4. Л.

Крымгольц Г. Я. 1958. Подкласс Endocochlia.— Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М., 145—174.

Куртен Б. [Kurtén B.] 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal population.— Acta zool. fennica, 76.

Кэйн А. С. [Cain A. S.] 1944. Foundations of plant geography. N. Y.

Кюн О. [Kühn O.] 1958. Das Aussterben der Rudisten.— Paläontol. Z., 32, N 1/2, 6.

Ланг У. Д. [Lang W. D.] 1919. Old age and extinction in fossils.— Proc. Geologists Assoc., 30, 102.

Ланг У. Д. [Lang W. D.] 1923. Trends in British Carboniferous corals.— Proc. Geologist Assoc., 34, 120—136.

Лапин П. И., Соколов С. Я. 1949. Класс Ginkgoales.— В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. 1, стр. 14—17.

Ларже Р. [Larger R.] 1913. La contre-évolution ou dégénérescence par l'hérédité pathologique, cause naturelle de l'extinction des groupes animaux actuels et fossiles. Essai de paléopathologie générale comparée — Mém. Soc. Anthropol. Paris.

Лаубенфелс М. У. [Laubenfels M. W. de] 1956. Dinosaur extinctions: one more hypothesis.— J. Paleontol., 30, N 1, 207—218.

Легран П. [Legrand P.] 1962. Decouverte de *Monograptus hercynicus* Perner dans les Chaines d'Ougarta (Algerie).— Bull. Soc. géol. France, ser. 7, 3, 201—205.

Леман Ж.— П. [Lehman J.— P.] 1955. L'évolution des dipneustes et l'origine des urodèles.— Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., N 60, 60—79.

Леман Ж.— П. [Lehman J.— P.] 1958. Sous-classe des Actinoptérygiens. Généralité et évolution.— Traité de zoologie, t. 13. Paris, 2070—2129.

Лемхе А. [Lemche A.] 1957. A new living deep sea mollusc of the Cambro-Devonian class Monoplacophora.— Nature, 179, N 4556.

Лефельд И. [Lefeld J.] 1965. The age of mammal containing beds at Bain-Dzak Northern Gobi Desert.— Bull. Acad. polon. sci., sect. géol., 13, N 1, 81—83.

Linигер Г. [Liniger H.] 1961. Über das Dinosauriersterben in der Provence.— Leben und Umwelt, 18, N 2, 27—33.

Лихарев Б. К. 1960. Брахиоподы. Общая часть.— Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М., 115—169.

Личков Б. Л. 1945. Геологические периоды и эволюция живого вещества.— Журн. общ. биол., 5, № 3, 157—179.

Лолл Р. С. [Lull R. S.] 1924. Dinosaurien climatic response.— In: «Organic adaption to environment», M. R. Thorpe (Ed.). New Haven, 225—279.

Лолл Р. С. [Lull R. S.] 1929. Organic evolution. N. Y.

Лорансьо-Виейра Фр., Лорансьо Д. [Laurantiaux-Vieira Francine, Laurantiaux D.] 1963. Reflexions sur le panchronisme.— Rev. questions scient., 34, 70—85.

Л о р а н с ь о Д. [L a u r a n t i a u x D.] 1953. Classe des insectes.— Traité de paléontologie, t. 3. Paris, 397—527.

Л о р е н ц К. [L o r e n z K.] 1965. Über die Entstehung von Mannigfaltigkeit.— Naturwissenschaften, 52, N 12, 319—329.

Л о т ц е Ф. [L o t z e F.] 1936. Die Herkunfz der Salze im Weltmeer — Natur und Volk, 66.

Л у и М. [L o u i s M.] 1961. Les mammifères Paléocènes du Mont-de-Berru.— Bull. Assoc. rég. étude et rech. scient., N 6, 8—13.

Л у п п о в Н. П., К и п а р и с о в а Л. Д. и К р ы м г о л ь ц Г. Я. 1958. Надотряд аммоноидей.— Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М., 15—20.

Л ю т ш в а г е р И. [L ü t t s c h w a g e r J.] 1961. Die Drontenvögel.— Neue Brehm-Bücherei, N 276.

Л я й е л ь Ч. 1866. Основные начала геологии. Т. 2. М.

М а й р Э. [M a y r E.] 1960. The emergence of evolutionary novelties.— In: S. T a x. Evolution after Darwin., Bd. 1, 349—380.

М а й р Э. [M a y r E.] 1962. Zufall oder Plan, das Paradox der Evolution.— In: G. K u r t h. Evolution und Hominisation. Stuttgart, S. 21—35.

М а к - Г и н и т и Р. Д. [M a c G i n i t y R.] 1941. A Middle Eocene flora from the Central Cierra Nevada.— Publ. Carnegie Inst. Washington. N 534.

М а к - К е н н а М. [McKenna M. C.] 1961. On the shoulder girdle of the Mammalian subclass Allitheria.— Amer. Mus. Novitates, N 2066.

М а к - Ю э н Э. Д. [M c E w a n E. D.] 1919. A study of the Brachiopod. Genus Platystrophia.— Proc. U. S. Nat. Mus., 56, 383—448.

М а р и - В и к т о р и н Ф. [M a r i e - V i c t o r i n F.] 1938. Phytogeographical problems of Eastern Canada.— Amer. Midland Naturalist, 19, 489—558.

М а р т и н П. С. [M a r t i n P. S.] 1958. Pleistocene ecology and biogeography of North America.— In: H u b b s C. L. «Zoogeography. A symposium». Publ. Amer. Assoc. Advanc. sci., N 51, 375—420.

М а р т и н П. С. [M a r t i n P. S.] 1966. Africa and Pleistocene overkill.— Nature, 212, 339—342.

М а р т и н П. С. [M a r t i n P. S.] 1967. Pleistocene overkill.— Natur. history, 76, N 10, 32—38.

М а р т и н П. С., М е р и н г е р П. Дж. [M a r t i n P. S., M e h r i n g e r P. J.] 1965. Pleistocene pollen analysis and biogeography of the Southwest.— In: The Quaternary of the United States. Princeton, 433—451.

М а р т ы н о в а О. М. 1962. Отряд Isoptera. Термиты.— Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные и хелицеровые. М., 112, 113.

М а р ш О. Ч. [M a r s h O. C.] 1880. Odontornithes — a monograph on the extinct toothed birds of North America.— New. Peabody Mus., 1.

М а р ш а л л Г. Т. [M a r s h a l l H. T.] 1928. Ultra-violet and extinction.— Amer. Naturalist, 62, N 679, 165—187.

М е й е р - А б и х А. [M e y e r - A b i c h A.] 1963. Geistgeschichtliche Grundlagen der Biologie. Stuttgart.

М е й е р - А б и х А. [M e y e r - A b i c h A.] 1964. The historic-philosophical background of the modern evolution-biology.— Acta Biotheor., suppl. 2, 13, Leiden.

М е й с о н Г. Л. [M a s o n H. L.] 1934. Pleistozene flora of the Tomales Formation.— Publ. Carnegie Inst. Wash., 415, 81—179.

М е ш к о в а Н. П. 1965. О нижней границе нижнего кембрия.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия (Тезисы докладов). Новосибирск, 102—104.

М и к л у х о-М а к л а й А. Д. 1958. О ярусном делении морских пермских отложений южных районов СССР.— Докл. АН СССР, 120, № 1.

Миров Н. Т. [Mirov N. T.] 1938. Phylogenetic relations of *Pinus geffreyi* and *Pinus ponderosus*.— Madrono, 4, 169—171.
Миссаржевский В. В. 1965. Фосфатные окаменелости древнейших отложений нижнего кембрия.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов). Новосибирск, 104—106.
Миссаржевский В. В., Розанов А. Ю. 1965. Органический мир пограничных слоев кембрия и докембрия и принципы проведения нижней границы кембрия и палеозоя.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов.) Новосибирск, 92, 93.
Мойсисович Э. [Mojsisovics E.] 1893. Das Gebirge um Hallstatt.— Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, 6, H. 2.
Морозова И. П. 1965. Мшанки.— В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 57—62.
Морозова И. П. 1967. Мшанки поздней перми. Автореф. дисс. М.
Муди Р. Л. [Moodie R. L.) 1923. Paleopathology. An introduction to the study of ancient evidences of diseases. Urbana, Univ. Illinois Press.
Мур Р., Лейликер С., Фишер А. [Moore R. C., Lalicker C. G., Fischer A. G. 1952. Invertebrate fossils. N. Y. — London.
Мэгдефрау К. [Mägdefrau K.] 1953, 1956. Paläobiologie der Pflanzen. 2-und 3-te Aufl. Jena.
Мюир-Вуд Э. [Muir-Wood H.] 1928. The British Carboniferous Producti. II. *Productus* (s. str.) *semireticulatus* and *longispinus* groups.— Mem. Geol. Surv. Great Britain. Paleontology, 3, 1—217.
Мюллер А. Г. [Müller A. H.] 1955. Der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Jena.
Мюллер А. Г. [Müller A. H.] 1963. Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. II. Invertebraten. Teil I. 2-te Aufl.
Невесская Л. А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 105.
Неймайр М. [Neumayr M.] 1889. Stämme des Tierreiches, wirbellose Tiere, Bd. 1. Wien und Prag.
Неймайр М., Пауль К. М. [Neumayr M., Paul C. M.] 1875. Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie.— Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, 7, H. 3.
Немейц Ф. [Němejc F.] 1963. Paleobotanika. II. Praha.
Ниверсон Э. [Neaverson E.] 1955. Stratigraphical palaeontology. 2-nd ed. Oxford.
Никол Д. [Nicol D.] 1966. Cope's rule and Precambrian und Cambrian invertebrates.— J. Paleontol., 40, N 6, 1397—1399.
Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. М.
Новожилов Н. И. 1954. Местонахождения млекопитающих нижнего эоцена и верхнего палеоцена Монголии.— Тр. Монгольской комиссии АН СССР, № 59, 33—46.
Ноинский М. Э. 1913. Самарская Лука.— Тр. Об-ва естеств. при Казанск. ун-те, 45, вып. 4—5, 1—768.
Ноинский М. Э. 1932. Краткий очерк истории изучения недр Татарской республики.
Ньюэлл Н. Д. [Newell N. D.] 1956. Catastrophism and the fossil record.— Evolution, 10, N 1, 97—101.
Ньюэлл Н. Д. [Newell N. D.] 1959а. Adequacy of the fossil record.— J. Paleontol., 33, N 3, 488—499.
Ньюэлл Н. Д. [Newell N. D.] 1959б. The nature of the fossil record.— Proc. Amer. Philos. soc., 103, N 2, 264—285.

Н ь ю э л л Н. Д. [N e w e l l N. D.] 1962. Paleontological gaps and geochronology.— J. Paleontol., 36, N 3, 592—610.

Н ь ю э л л Н. Д. [N e w e l l N. D.] 1963. Crises in the history of life.— Scient. Amer., 208, N 2, 76—92.

Н ь ю э л л Н. Д. [N e w e l l N. D.] 1965. Mass extinctiton at the end of the Cretaceous period.— Science, 149, N 3687, 922—924.

Н ь ю э л л Н. Д. [N e w e l l N. D.] 1967. Revolutions in the history of life.— Geol. Soc. Amer., Spec. paper, 89, 63—91.

О б р е в и л л ь А. [A u b r e v i l l e A.] 1966. Les lisières forêt — savanne des régions tropicales.— Adansonia, 6, N 2, 175—187.

О б р у ч е в Д. В. 1964. Ветвь Agnatha. Бесчелюстные.— Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., 34—36.

О б у т А. М. [O b u t A. M.] 1960. Zonale Einteilung des Silurs in der UdSSR nach Graptoliten.— Präger Arbeitstagung über die Stratigraphie des Silurs und des Devons. Praha, 269—275.

О б у т А. М. 1964. Тип Hemichordata. Гемихордовые.— Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М., 277—360.

О л е н о в Ю. М. 1961. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.—Л.

О л и в е р У. Р. Б. [O l i v e r W. R. B.] 1949. The moas of New Zealand and Australia.— Bull. Dominion Mus. Wellington, N 15.

О л л и А. И. 1962. О границе палеозоя и рифея.— В сб.: Совещание по стратиграфии отложений позднего докембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 125—127.

О л с о н Э. К. [O l s o n E. C.] 1965. The evolution of life. London.

О р и а н с Г. Г., У и л с о н М. Ф. [O r i a n s G. H., W i l l s o n M. F.] 1964. Interspecific territories of birds.— Ecology, N 4, 736—745.

О с б о р н Г. Ф. [O s b o r n H. F.] 1910. The age of mammals in Europe, Asia and North America. N. Y.

Основы палеонтологии. 1963. Голосеменные и покрытосеменные. М.

Основы палеонтологии. 1964. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.

О ч е в В. Г. 1960. О климате на территории Южного Приуралья в триасовое время.— Изв. высш. учебн. завед., сер. геол. и развед., № 3.

О ч е в В. Г. 1966. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Изд-во Саратовского ун-та.

П а в л о в А. П. 1924. О некоторых еще мало изученных факторах вымирания. Добавление к кн. М. В. Павловой «Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи». М.

П а в л о в А. П. 1925. Неогеновые и послетретичные отложения Южной и Восточной Европы.— Мем. геол. отд. Об-ва люб. естеств., антропол. и этнограф., вып. 5.

П а в л о в а М. В. 1924. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.

П а к а р д А. С. [P a c k a r d A. S.] 1890. Hints on the evolution of the bristles, spines and tubercles of certain caterpillars, apparently resulting from a change from low-feeding to arboreal habits.— Proc. Boston Soc. Natur. Hist., 24, 494—560.

П а р к Т. [P a r k Th.] 1948. Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flours beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst.— Ecol. Monogr., 18, N 2.

П а т т е р с о н Б. [P a t t e r s o n B.] 1956. Early Cretaceous Mammalia and the evolution of mammalian molar teeth.— Fieldiana, geol., 13, N 1, 1—105.

Паттерсон К. [Patterson C.] 1957. Are teleosts a polyphyletic group?— C. I. C. N. R. S., N 167. Problemes actuels de paléontologie (Evolution des vertébrés), 93—109.

Пивто Ж. [Piveteau J.] 1955. Oiseaux. Aves Linné.— Traité de paléontologie, t. 5. Paris, p. 994—1091.

Пивто Ж. [Piveteau J.]. 1964. Traité de paleontologie, t. IV, vol. 1. Piveteau J. (Ed.) (sous la diréction de). Vertébrés (généralites). Agnothes.

Пивто Ж. [Piveteau J.] 1966. Traité de paléontologie, t. IV, vol. 3. Actinoptérygiens, Crossoptérygiens, Dipneustes.

Пидопличко И. Г. 1954. О ледниковом периоде. 3. История четвертичной фауны Европейской части СССР. Киев.

Пламстед Эдна Р. [Plumstead Edna R.] 1963. The influence of plants and environment on the developing animal life of Karroo-limes.— S. Afric. J. sci., 59, N 5, 147—152.

Помпецкий И. Ф. [Pompecki J. F.] 1894. Über Ammonoideen mit «anomaler Wohnkammer».— Jahresh. Vereins vaterl. Naturwiss. Württemberg, 49, 220—290.

Попхадзе М. В. 1966. К вопросу о причинах упадка и постепенного вымирания плеченогих.— Общие вопросы эвол. палеобиологии. Тбилиси, 82—94.

Пчелинцев В. Ф. 1950. Основные черты филогении и классификации рудистов.— Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, вып. 1, 8—50.

Радугин К. В. 1965. Является ли докембрий временем бесскелетных организмов?—В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов). Новосибирск, 10—11.

Радченко Г. П. и др. 1963а. Тип Arthropsida (Sphenopsida). Членистостебельные.— Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные и др. М., 413—525.

Радченко Г. П. и др. 1963б. Порядок Cordaitales. Кордаитовые. Общая часть.— Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 147—158.

Разетти Ф. [Rasetti F.] 1952. Revision of the North American trilobites of the family Eodiscidae.— J. Paleontol., 26, 434—451.

Рассел Л. С. [Russell L. S.] 1965. Body temperature of dinosaurs and its relationships to their extinction.— J. Paleontol., 39, N 3, 497—501.

Реймонд П. [Raymond P. E.] 1939. Prehistoric life. Cambridge, Harvard Univ. Press.

Ренш Б. [Rensch B.] 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. (Die transspecifische Evolution). 2-te Aufl. Stuttgart.

Рид Э. М. [Reid E. M.] 1922. Age and area from a paleobotanical standpoint.— In: Willis J. C. Age and area. Cambridge.

Ридли Г. Н. [Ridley H. N.] 1938. Cause of the disappearance of the Cycadeoidea in the Cretaceous period.— Ann. Bot., new ser., 2, N 7, 809—810.

Рихтер Р. и Э. [Richter R. u. E.] 1954. Die Trilobiten des Ebbe — Sattels und zu vergleichende Arten.— Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., 488.

Родендорф Б. Б. 1946. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematocera).— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 13, вып. 2.

Родендорф Б. Б. 1959а. Филогенетические реликты.— Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова, 27, 41—51.

Родендорф Б. Б. [Rohdendorf B. B.] 1959б. The main features of phylogenetic relicts.— XV-th Internat. Congr, Zool. sect. I, paper 28.

Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 100.
Роже Ж. [Roger G.] 1952. Sous-classe des Dibranchiata.— Traité de paléontologie, t. 2. Paris, p. 689—755.
Ромер А. Ш. [Romer A. Sh.] 1945. Vertebrate paleontology. 2-nd ed. Chicago.
Ромер А. Ш. [Romer A. Sh.] 1966. Vertebrate paleontology. 3-rd ed. Chicago — London.
Руженцев В. Е. 1962. Надотряд Ammonoidea. Общая часть.— Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М., 243—334.
Руженцев В. Е., Сарычева Т. Г. (отв. ред.) 1965. Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 47—57.
Руженцев В. Е., Шевырев А. А. 1965. Аммоноидеи.— В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 47—57.
Рухин Л. Б. 1957. Изменения рельефа Земли как одна из основных причин смены крупных групп организмов.— Уч. зап. ЛГУ, № 225, 71—92.
Рухин Л. Б. 1960. Основы общей палеогеографии. Л.
Рюдеман Р. [Ruedemann R.] 1947. Graptolites of North America.— Mem. Geol. Soc. America, N 19.
Рюттен М. Г. [Rütten M. G.] 1956. Gezeiten und Dinosaurier. 45, N 1, 43—45.
Салми М. [Salmi M.] 1955. Additional information on the findings in the Mylodon cave at Ultima Esperanza.— Acta geogr. (Suomi), 14, 314—333.
Сарычева Т. Г., Сокольская А. Н., Грунт Т. А. 1965. Брахиоподы.— В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 62—82.
Сдзуй К. [Sdzuy K.] 1960. Zur Wende Präkambrium— Kambrium.— Paläont. Z., 34, N 2, 154—159.
Северцов С. А. 1936. Морфологический прогресс и борьба за существование.— Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 5, 895—944.
Сен-Сейн П. [Saint-Seine P.] 1956. L'évolution des actinoptérigiens.— Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., 60.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1925. A Mesozoic mammalian skull from Mongolia.— Amer. Mus. Novit., N 201, 1—11.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1927. Mesozoic Mammalia. VIII. Genera of Lance mammals other than multituberculates.— J. Amer. Sci., ser. 5, 14, 121—130.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1928a. Affinities of the Mongolian Cretaceous insectivores.— Amer. Mus. Novit., N 330, 1—11.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1928б. Further notes on Mongolian Cretaceous mammals.— Amer. Mus. Novit., N 329, 1—9.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1929. American Mesozoic Mammalia.— Mem. Peabody Mus., 3, pt I, 1—171.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1945. The principles of classification and a classification of mammals.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 85.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Pt I.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 91, 1—232.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1953. The major features of evolution. N. Y.
Симпсон Дж. Г. [Simpson G. G.] 1959. The nature and origin of supraspecific taxa.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. biol., 24, 255—271.

Слафтер Б. Г. [Slaughter B. G.] 1965. A Therian from the Lower Cretaceous (Albian) of Texas.— Postilla. Peabody Mus. Natur. hist., N 93.
Слоан Р. Э., Ван Вален Л. [Sloan R. E., Van Valen L.] 1965. Cretaceous mammals from Montana.— Science, 148, N 3667, 220.
Смит Б. [Smith B.] 1906. Phylogeny of the races of *Volutilithes petrosus*.— Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 58, 52—76.
Смит Дж. Л. Б. [Smith G. L. B.] 1940. A living coelacanthid fish.— Trans. Roy. Soc. S. Africa, 28.
Смит Дж. Мейнард. [Smith J. Maynard.] 1948. The theory of evolution. Edinburgh.
Соболев Д. Н. 1928. Земля и жизнь. III. О причинах вымирания организмов. Киев.
Соколов Б. С. 1962а. Подкласс Tabulata. Табуляты.— Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М., 192—265.
Соколов Б. С. 1962б. Синорифейский комплекс Сибири и Дальнего Востока и некоторые общие проблемы позднего докембрия.— В сб.: Совещание по стратиграфии позднего докембрия Сибири и Дальнего Востока Новосибирск, 3—7.
Соколов Б. С. 1965а. Древнейшие отложения раннего кембрия и сабеллидиды.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов.) Новосибирск, 78—91.
Соколов Б. С. 1965б. Палеонтология докембрия и органический мир к началу фанерозоя.— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов.) Новосибирск, 3—7.
Соланж В. [Solange W.] 1964. Graptolites du Silurien et du Lochkovien en de Touchent (anticlinozium de Kasba — Tadla — Azrou, Maroc. central.— Notes et mem. Serv. géol. Maroc., 23, N 172.
Соллас У. Дж. [Sollas W. J.] 1893. On the minute structure of *Monograptus priodon*.— Geol. Mag., 30, 551.
Спижарский Т. Н. 1962. О границе кембрия и докембрия.— В сб.: Совещание по стратиграфии позднего докембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 14—15.
Спикер Э. М. [Spieker E. M.] 1946. Late Mesozoic and Early Cenozoic history of Central Utah.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, 205, 117—161.
Спикер Э. М. [Spieker E. M.] 1956. Mountain building chronology, and nature of geologic time scale.— Bull. Amer. Soc. Petrol. Geologists, 40, 1769—1815.
Спикер Э. М. [Spieker E. M.] 1960. The Cretaceous-Tertiary boundary. Rept 21-th session Norden.— Internat. Geol. Congr., Pt V. prec. of section 5. The Cretaceous — Tertiary boundary. Copenhagen, 14—24.
Спригг Р. Ч. [Sprigg R. C.] 1947. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges in South Australia.— Trans. Roy. Soc. S. Austral., 71, 212—224.
Стаблфилд С. Дж. [Stubblefield C. G.] 1960. Evolution in trilobites.— Quart. J. Geol. Soc. London, 115, 145—162.
Стеббинс Г. Л. [Stebbins G. L.] 1947. Evidence on rates of evolution from the distribution of existing and fossil plant species.— Ecol. Monogr., 17, 149—158.
Степанов Д. Л. 1959. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней.— Палеонтол. журн., № 4, 11—16.
Стиртон А. [Stirton A.] 1955. Late Tertiary marsupials from South Australia.— Rec. S. Austral. Mus., 11, N 3.
Стрельников И. Д. 1959. О терморегуляции у современных и вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий.— Тр. 11-й сессии Всесоюзн. палеонтол. об-ва, 129—144.

Суворова Н. П. 1960. Надсемейство Olenelloidea.— Основы палеонтологии. Членистоногие — трилобитообразные, ракообразные. М., 62—64.

Суиннертон Г. Г. [Swinnerton H. H.] 1915. Suggestions for a revised classification of trilobites.— Geol. Mag., 2, 487—496, 538—545.

Суиннертон Г. Г. [Swinnerton H. H.] 1930. Outlines of palaeontology. 2-nd ed. London.

Суинтон У. Е. [Swinton W. E.] 1934. The dinosaurs. London.

Сушкин П. П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений.— Природа, № 3—5, 3—32.

Тавани Г. [Tavani G.] 1949. Rudiste ed altri molluschi Cretacei della Migiurtina (Africa Orientale).— Paleontol. Italica, **46** (new ser., **16**), 1—40.

Тамамшян С. Г. 1965. Сверхэволюционные формы чашечки и их значение для филогенстической проблемы Asteraceae Link.— В сб.: Проблемы филогении растений. М., 161—174.

Татаринов Л. П. 1960. Открытие псевдозухий в верхней перми СССР.— Палеонтол. журн., № 4, 74—80.

Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. Т. I. От псилофитовых до хвойных. М.—Л.

Тахтаджян А. Л. 1963. Класс Angiospermae. Покрытосеменные или цветковые растения. Общая часть.— Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 383—428.

Тахтаджян А. Л. 1966. Систематика и филогения цветковых растений. М.—Л.

Твенхофел У. Г., Шрок Р. Р. [Twenhofel W. H., Shrock R. R.] 1935. Invertebrate Paleontology, N. Y.

Теллер Л. [Teller L.] 1964а. On the stratigraphy of beds younger than Ludlovian and the Silurian — Devonian boundary in Poland and Europe.— Acta geol. polon., **14**, 309—320.

Теллер Л. [Teller L.] 1964б. Graptolite fauna and stratigraphy of the Chelm borehole, Eastern Poland.— Studia geol. polon., **113**, 1—88.

Тениус Э. [Thenius E.] 1965. Lebende Fossilien — Zeugen vergangener Welten. Stuttgart.

Термье А., Термье Ж. [Termier H., Termier G.] 1958. Les grandes phases arides des temps géologiques, leur place dans l'histoire de la terre et cours réperenssions sur l'histoire de la vie: exemple du Permien.— Rev. gén. sci. pures et appl., **65**, N 3—4, 83—91.

Термье А., Термье Ж. [Termier H., Termier G.] 1960. L'Ediacarien, premier étage paléontologique.— Rev. gén. sci. pures et appl., **67**, 79—87.

Термье А., Термье Ж. [Termier H., Termier G.]. 1966. Le problème paléontologique des couches de passage.— Scientia, **101**, N 5—6, 229—233.

Тимофеев Б. В. 1966. Микропалеофитологическое исследование древних свит. М.—Л.

Тимофеев Б. В., Рудавская В. А. 1965. К познанию морфологии докембрийского фитопланктона (данные объемного изучения).— В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. (Тезисы докладов.) Новосибирск, 72—73.

Токэ Р. [Tocquet R.] 1961. Les lois de l'évolution.— Inform. scient., **16**, N 4, 147—155.

Толмачев А. И. 1951. О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений.— Ботан. журн., **36**, вып. 3.

Толмачев А. И. 1953. О некоторых задачах советской палеоботаники.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 106—122.

Толмачев А. И. 1962. Основы учения об ареалах. Л.

Толмачев И. П. [Tolmachoff I. P.] 1928. Extinction and extermination.— Bull. Geol. Soc. America, 39, 1131—1148.
Томас Дж. [Thomas J.] 1914. The British Carboniferous Producti. I. Genera *Pustula* and *Overtonia*.— Mem. Geol. Surv. Great Britain, 1, pt 4, 197—366.
Томчик Г. [Tomczyk H.] 1964. Stratigrafia syluru w pólnocno wschodniej Polsce.— Kwart. geol. Warszawa, 8, 506—523.
Травассос Сантос Диас Ж. А. [Travassos Santos Dias J. A.] 1961. A propósito do extinto Rinoceronte do Maputo.— Mocambique, N 105, 14—24.
Тралау Г. [Tralau H.] 1968. Evolutionary trends in the genus *Ginkgo*.— Lethaia, 1, N 1, 63—101.
Турутанова-Кетова А. И., Зауер В. В., Свешников И. Н., Шилкина И. А., Яценко-Хмелевский А. А. 1963. Порядок Coniferales.— Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 196—229.
Убагс Г. [Ubaghs G.] 1941. Les Graptolites Dendroides de marbre noir de Deneé (Viséen inférieur).— Bull. Mus. Roy. Hist. Natur. Belgique, 18, N 2, 1—30.
Умбгров И. Г. П. [Umbgrove J. H. P.] 1954. Aspecte paléontologiques de l'evolution.— Actual. scient. et industr., N 1211, 7—25.
Уэстолл Т. С. [Westoll T. S.] 1950. Observations sur «Le problème de l'extincion des espèces et des groupes» par C. Arambourg.— In: C. Arambourg, L. Cuenot etc. «Paleontologie et transformisme». Paris.
Уэстолл Т. С. [Westoll T. S.] 1954. Mountain revolutions and organic evolution.— In: «Evolution as a process». Huxley J., Hardy A. C. and Ford E. B. (Eds.) London, p. 252—263.
Федоров П. В. 1963. Стратиграфия четвертичных отложений Крымско-Кавказского побережья и некоторые вопросы геологической истории Черного моря.— Тр. Геол. ин-та АН СССР.
Фентон К. Л. [Fenton C. L.] 1931. Studies of evolution in the genus *Spirifer*.— Publ. Wagner Free Inst. sci., 2.
Фернальд М. Л. [Fernald M. L.] 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America.— Mem. Amer. Acad. Arts and Sci., 15, 241—342.
Фишер А. Дж. [Fisher A. G.] 1960. Latitudinal variations in organic diversity.— Evolution, 14, N 1, 64—81.
Флетчер Г. О. [Fletcher H. O.] 1954. Giant marsupial remains at Brewarrina.— Mag. New South Wales. Austral. Mus., 11, N 8, 247—250.
Форш Н. Н. 1951. Палеоэкологические закономерности распределения фауны казанского времени в Среднем Поволжье.— Геол. сборник. Всес. н.-и. геологоразвед. нефт. ин-та, № 1 (IV), 49—57.
Фребольд Г. [Frebold H.] 1922. Phylogenie und Biostratigraphie der Amaltheen in mittleren Lias von Nordwestdeutschland.— Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins Hannover, 15, 1—26.
Фрех Ф. [Frech F.] 1906. Über die Gründe des Aussterbens der vorzeitlichen Tierwelt.— Arch. Russen und Gesellschaftsbiol., 3 Jg., H. 4.
Фрех Ф. [Frech F.]. 1915. Über *Scaphites*. I. Die Bedeutung von *Scaphites*.— Neues Jahrb. Geol. Mineral und Paläontol.
Фрикселл П. А. [Fryxell P. A.] 1962. The «relict species» concept.— Acta biotheoret., 15, N 1—3, 105—118.
Фукар М. Ф. [Foucart M. F.] 1964. Paléobiochimie et position systématique de Graptolithes. Univ. Liège, Mém. de Licence.
Фукар М. Ф., Брикте-Грегуар С., Женио Ш., Флоркен М. [Foucart M. F., Bricteux-Gregoire S., Jeuniaux Ch., Florkin M.] 1965. Fossil proteins of Graptolites.— Life sci., 4, 467—471.

Х а у э л л А. Б. [H o w e l l A. B.] 1944. Speed in animals. Chicago.
Х о з а ц к и й Л. И., Ю р ь е в К. Б. 1964. Надотряд Pterosauria. Летающие ящеры.— Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., 589—603.
Х о л л и к А. Г. [H o l l i c k A. H.] 1936. The Tertiary floras of Alaska.— U. S. Geol. Surv. Profess. Paper, N 182.
Х о п с о н Дж. А. [H o p s o n J. A.] Comments on the competetive inferiority of multituberculates.— Syst. Zool., 16, N 4, 352—355.
Х о ф к е р И. [H o f k e r J.] 1959. Orthogenesen von Foraminiferen.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Abhandl., 108, N 3, 239—259.
Х у Г. Г., Ч е й н и К. У. [H u H. H., C h a n e y K. W.] 1940. A Miocene flora from Shantung province, China.— Publ. Carnegie Inst. Washington, N 507.
Х ю н е Ф. [H u e n e Fr.] 1956. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena.
Ц в е л е в И. Н. 1964. О способе распространения водяного ореха *Trapa L.* в прошлом и вымирании его в историческое время.— Ботан. журн., № 9, 1338—1340.
Ц е й н е р Ф. Э. [Z e u n e r F. E.] 1959. The Pleistocene period. London.
Ц и т т е л ь К. [Z i t t e l K.] (neubearbeitet von F. Broili). 1924. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). I. Abteilung: Invertebrata. München u. Berlin.
Ц и т т е л ь К. 1934. Основы палеонтологии (палеозоологии). Под ред. А. М. Рябинина. Часть I. Беспозвоночные. Л.—М. — Грозный — Новосибирск.
Ч а й л д Ч. М. [C h i l d C. M.] 1915. Senescence and rejuvenescence.
Ч а р л з у о р с Дж. К. [C h a r l e s w o r t h J. C.] 1957. The Quaternary era with special reference to its glaciation. V. II. London.
Ч е р н ы ш е в а Н. Е. 1960. Класс Trilobita. Трилобиты.— Основы палеонтологии. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. М., 17—54.
Ч о ч и е в а К. И. 1965. Флора и растительность чаудинского горизонта Гурии. Тбилиси.
Ш а л а й Ф. С. [S z a l a y F. S.] 1968. The beginning of primates.— Evolution, 22, N 1, 19—36.
Ш а р о в А. Г. 1962. Отряд Aphaniptera. Блохи.— Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные, хелицеровые. М., 345.
Ш а т с к и й Н. С. 1937. О неокатастрофизме.— Пробл. советской геол., № 7, 532—551.
Ш а т ц А. [S c h a t z A.] 1957. Some biochemical and physiological considerations regarding the extinction of the dinosuars.— Proc. Pennsylvania Acad. sci., 31, 26—6.
Ш а у б С. [S c h a u b S.] 1940. Ein Ratitenbecken aus dem Bohnerz von Egerkingen.— Eclogae geol. helv., 33.
Ш в е д о в Н. А., Л ю б е р А. А. 1963. Подкласс Pteridospermidae. Специальная часть.— Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 29—59.
Ш е в ы р е в А. А. 1962. Проблема происхождения раннекембрийской фауны.— Палеонтол. журн., № 4, 43—57.
Ш е в ы р е в А. А. 1967. Проблема древнейших организмов.— Итоги науки. Стратиграфия. Палеонтология. М., 54—79.
Ш и м а н с к и й В. Н. 1962. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные.— Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М., 18—29.
Ш и м а н с к и й В. Н. 1965. Наутилоидеи.— В сб.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 108, 40—57.
Ш и н д е в о л ь ф О. Г. [S c h i n d e w o l f O. H.] 1936. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetic. Berlin.

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1950. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart,

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1954a. Über die Faunenwende vom Paläozoikum zum Mesozoikum.— Z. Dtsch. geol. Ges., 105, T. 2, 153—182.

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1954б. Über die möglichen Ursachen der grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte.— Neues Jahrb. Geol. und Paläont., Monatsh., N 10, 457—465.

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1958. Zur Aussprache über die grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte und ihre Verursachung.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.. Monatsh., N 6, 270—279.

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1960. Über die ältesten Lebewelten der Erdgeschichte. — Scientia, 95, N 2, 54—60. Suppl. 36—42.

Шиндевольф О. Г. [Schindewolf O. H.] 1963. Neokatastrophismus? — Z. Dtsch. geol. Ges., 144, T. 2, 430—445.

Шишкин М. А. 1964. Подотряд Stereospondyli.— Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М., 83—122.

Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.

Шпенглер О. [Spengler O.] 1923. Der Untergang des Abendlandes.

Шпинар З. [Spinar Z.] 1960. Zaklady paleontologie bezobratlych. Praha.

Шрок Р. Р., Твенхофел У. Г. [Shrock R. R., Twenhofel W. H.] 1953. Principles of Invertebrate Paleontology. N. Y.

Штехов Э. [Stechow E.] 1954. Zur Frage nach der Ursache des grossen Sterbens am Ende der Kreidezeit.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., N 4, 183—186.

Штилле Г. [Stille H.] 1924. Grundfragen der vergleichenden Tektonik.

Шэффер Б. [Schaeffer B.] 1956. Evolution in the subholostean fishes.— Evolution, 10, N 2.

Шэффер Б. [Schaeffer B.] 1965. The role of the experimentation in the origin of higher level of organisation.— Syst. zoology, N 4, 318—336.

Эдингер Т. [Edinger T.] 1951. The brains of the Odontognatha.— Evolution, 5, N 1, 6—24.

Эскола П. [Escola P.] 1956. On the geological eras and the factors controlling organic evolution.— Verhandel. Koninkl. Nederl. geol.— Mijnbouwkundig Genootschap., geol. ser., deel 16, S.— Gravenhage, 84—91.

Юпэ П. [Hupé P.] 1953. Classe des trilobites.— Traité de paléontologie, t. 3. Paris, 246.

Язмир М. И. 1965. К вопросу о происхождении кембрийской скелетной фауны и границе между протерозоем и кембрием.— Материалы по геол. и полезн. ископаемым Бурятск. АССР, вып. 9, 136—147.

Яковлев В. Н. 1966. Функциональная эволюция скелета рыб.— Палеонтол. журн., № 3, 3—12.

Яковлев Н. Н. 1922. Вымирание и его причины как основной вопрос биологии.— Мысль, № 2.

Ян Чжун-цзян, Сун Мэн-линь. 1959. Новые находки ископаемых страусов в Китае и их стратиграфическое значение.— Тр. Комис. по изуч. четверт. периода, 14.

Янг С. М. [Younge C. M.] 1967. Form, habit and evolution in the Chamidae (Bivalvia) with reference to conditions in the Rudists (Hippuritacea).— Philos. Transact. Roy. Soc. London, ser. B, N 775, 49—105.

Ярвик Э. [Jarvik E.] 1965. Die Raspelzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweis für monophyletische Herkunft.— Zool. Anz., 175, N 2/3, 101—143.

ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и другие подразделения)
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный	
		Плейстоцен	Верхний	
			Средний	
			Нижний	
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний
			Миоцен	Верхний Средний Нижний
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний
			Эоцен	Верхний Средний Нижний
			Палеоцен	Верхний Нижний
Мезозойская	Меловая	Верхний		Датский
			Сенон / Верхний	Маастрихтский Кампанский
			Сенон / Нижний	Сантонский Коньякский
				Туронский Сеноманский
		Нижний		Альбский Аптский
			Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский

Продолжение

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и другие подразделения)	
Мезозойская	Юрская	Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский
			Кимериджский Оксфордский Келловейский	Лузитанский
		Средний, или доггер	Батский Байосский Ааленский	
		Нижний, или лейас	Верхний	Тоарский
			Средний	Домерский Плинсбахский
			Нижний	Лотарингский Синемюрский Геттангский
	Триасовая	Верхний	Рэтский Норийский Карнийский	
		Средний	Ладинский Анизийский	
		Нижний, или скифский	Оленекский Индский	
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский Казанский	
		Нижний	Кунгурский Аргинский	
			Сакмарский	Сакмарский Ассельский
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский	
			Жигулевский	Гжельский Касимовский
		Средний	Московский Башкирский, или каяльский	
		Нижний	Намюрский Визейский Турнейский	

Окончание

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и другие подразделения)
Палеозойская	Девонская	Верхний	Фаменский Франский
		Средний	Живетский Эйфельский
		Нижний	Кобленцский Жединский
	Силурийская	Верхний	Лудловский
		Нижний	Венлокский Ландоверский
	Ордовикская	Верхний Средний	Ашгильский Карадокский Ландейльский
		Нижний	Аренигский Тремадокский
	Кембрийская	Верхний Средний	Не выделены
		Нижний	Ленский Алданский
Протерозойская	Верхняя подгруппа		
	Нижняя подгруппа		
Архейская			

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

ОГЛАВЛЕНИЕ

Лео Шиович Давиташвили

ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Утверждено к печати Институтом палеобиологии Академии наук Грузинской ССР

Редактор *А. А. Шевырев.* Редактор Издательства *Е. В. Тихомирова*
Художественный редактор *А. П. Гусева.* Художник *Н. И. Шевцов*

Сдано в набор 5/VIII 1968 г. Подписано к печати 13/I 1969 г.
Формат 60×90¹/₁₆. Усл.-печ. л. 27,5. Уч.-изд. л. 28,1.
Тираж 3000 экз. Бумага № 1. Тип. зак. 942. Т-01031. *Цена 2 р.*

Издательство «Наука». Москва К-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10